

Zool.

228

pyb

Zool. 228 pyb

Haeckel

13 A

Der Königl. Akademie
der Wissenschaften zu München

Hochachtungsvoll

J. Haerke



~~II.~~

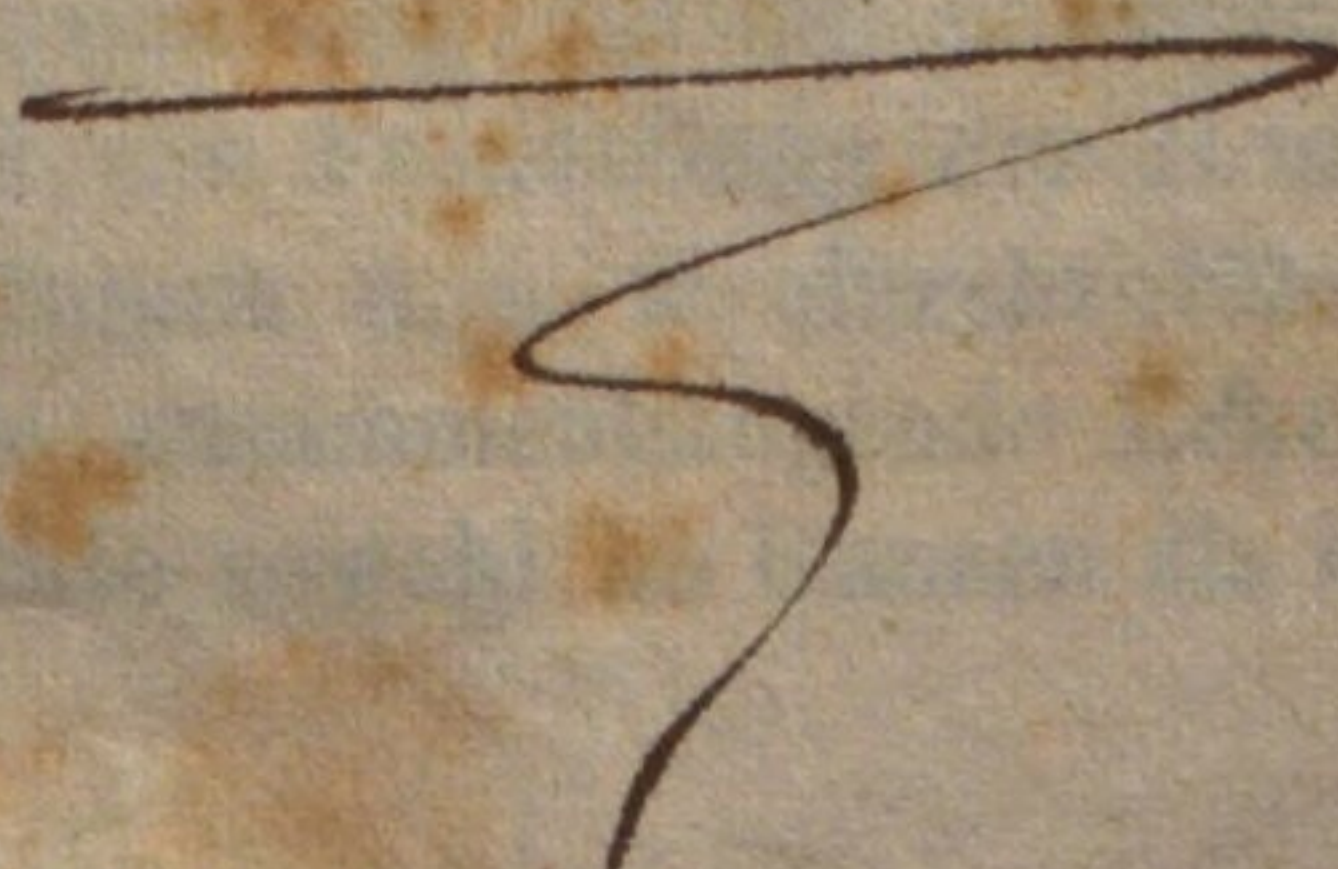
Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere.

(Hierzu Tafel II—VIII.)

Inhalt: 9. Die Bedeutung der Palingenie und der Cenogenie. 10. Die vier Hauptformen der Eifurchung und Gastrulabildung. 11. Die Eifurchung und Gastrulabildung in den Hauptgruppen des Thierreichs. 12. Die phylogenetische Bedeutung der fünf ersten ontogenetischen Entwicklungsstufen.

von

Ernst Haeckel



Die Gastrie und die Ernährung der Thiere.

Hierzu Tafel II—VIII.

Inhalt: 9. Die Bedeutung der Palmenzähne und der Leinwand. 10. Die vier Haupt-
formen der Ernährung und Gastriestellung. 11. Die Ernährung und
Gastriestellung in den Hauptgruppen des Thierreichs. 12. Die phylo-
genetische Bedeutung der fünf ersten und ersten Leinwandzähne.

von
F. v. Hartmann
Herausgegeben

9. Die Bedeutung der Palingenie und der Cenogenie.

Die Gastraea-Theorie hat sich in den drei Jahren, welche seit Publication ihrer Grundzüge in meiner Monographie der Kalkschwämme (1872) verflossen sind, als ein leitendes Princip bewährt, welches nach vielen Richtungen hin geeignet ist, Ordnung in das bunte Chaos der massenhaft angehäuften zoogenetischen Beobachtungen zu bringen und die causale Erkenntniss der wichtigsten Vorgänge in der Entwicklungsgeschichte der Thiere wesentlich zu fördern. Zu diesem Schlusse bin ich berechtigt einerseits durch die vielfache fruchtbare Verwendung, welche die Folgerungen der Gastraea-Theorie inzwischen bei zahlreichen Anhängern der monistischen Entwicklungslehre gefunden haben; anderseits durch die nicht minder zahlreichen und lebhaften Angriffe, welche dieselbe durch die dualistischen Gegner der letzteren erfahren hat. Wie Jene bestrebt gewesen sind, mittelst der Gastraea-Theorie und der daran geknüpften Consequenzen den einheitlichen Zusammenhang der Entwicklungs-Vorgänge im ganzen Thierreiche zu erkennen, so haben sich Diese umgekehrt bemüht, durch Widerlegung unserer Theorie darzuthun, dass ein solcher einheitlicher Zusammenhang nicht existirt, und dass die verschiedenen Entwicklungserscheinungen im Thierreiche ein zusammenhangloses Aggregat unverständlicher und wunderbarer Thatsachen bilden.

Inzwischen bin ich ununterbrochen bestrebt gewesen, die mannichfaltigen Folgerungen der Gastraea-Theorie weiter zu entwickeln und ihre Anwendung auf die phylogenetische Classification des Thierreichs, auf die Feststellung der Homologien in den verschiedenen Thierstämmen u. s. w. durchzuführen. Wie fruchtbar dieselbe sich für die zusammenhängende Erkenntniss der Keimes- und Stammesgeschichte sowohl im Ganzen als im Einzelnen erweist,

habe ich an dem Beispiele des menschlichen Organismus in meiner, im vorigen Jahre veröffentlichten Anthropogenie darzuthun versucht. Doch blieben trotz dieser unausgesetzten Bemühungen zur Befestigung der Gastraea-Theorie immer noch manche dunkle Stellen und schwache Seiten übrig, welche den Gegnern Gelegenheit zu mannichfachen Angriffen darboten. In der Absicht, diese Dunkelheiten und Schwächen möglichst zu beseitigen, habe ich eine neue Reihe von vergleichenden Beobachtungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den verschiedenen Hauptgruppen des Thierreichs angestellt. Um dieselben, vorzüglich durch Untersuchung niederer Seethiere, zu einem vorläufigen Abschlusse zu bringen, unternahm ich im Frühling dieses Jahres eine Reise nach Corsica, wo ich in Gesellschaft meiner beiden Schüler und Freunde, der Doctoren OSCAR und RICHARD HERTWIG, während der Monate März und April verweilte. Der felsenreiche Strand von Ajaccio, der Hauptstadt der Insel, bot uns für unsere Zwecke eine reiche Fülle von niederen Seethieren aus allen Hauptgruppen, und auch die pelagische Fischerei mit dem MÜLLER'schen Netze an der Oberfläche des weiten Golfes von Ajaccio lieferte uns manches werthvolle Material, unter diesem namentlich pelagische Eier von Knochenfischen, welche für mehrere streitige Fragen in der Ontogenie dieser Thiere von entscheidender Bedeutung sind. Auf den ausgedehnten Strandfelsen, welche bei niederem Wasserstande weit entblösst werden, wuchert eine reiche Algen-Flora, und mit dieser gemischt eine nicht minder üppige Vegetation von Spongien, Hydroiden, Alcyonarien und anderen Zoophyten. Auch an Würmern, Mollusken, Echinodermen und Crustaceen war kein Mangel und ich konnte die Entwicklung der Eier wenigstens von einzelnen Repräsentanten dieser Gruppen in den ersten, mir vorzugsweise wichtigen Stadien vergleichend verfolgen. Zugleich gelang es mir, eine Reihe von früheren ontogenetischen Beobachtungen zu ergänzen, welche ich 1865 auf Helgoland, 1867 auf der canarischen Insel Lanzerote, 1869 an der Küste von Norwegen, 1871 auf der dalmatischen Insel Lesina und 1873 im Hafen von Smyrna angestellt hatte. Indem ich über verschiedene Resultate dieser und früherer Untersuchungen mir spätere Berichterstattung vorbehalte, beschränke ich mich zunächst für diesmal auf die Mittheilung der abgerundeten Ergebnisse, welche ich über die Eifurchung und die Gastrulabildung in den verschiedenen Hauptgruppen der Metazoen erhalten habe.

Unstreitig sind es vor allen die mannichfaltigen Verhältnisse der thierischen Eifurchung, welche die ursprüngliche Einheit der Gastrulabildung in den verschiedenen Thierklassen verdecken und demzufolge von den Gegnern der Gastraea-Theorie ganz naturgemäss als Haupt-Argumente gegen dieselbe benutzt worden sind. Diese vielfachen und auffallenden Verschiedenheiten in der Eifurchung, welche anscheinend gänzlich verschiedene Keimformen zu Folge haben, lassen sich aber nur dann richtig beurtheilen und auf den ursprünglichen Entwicklungsgang der reinen Gastrulabildung zurückführen, wenn man die höchst wichtige, bisher nicht entfernt gewürdigte Unterscheidung zwischen Palingenie und Cenogenie, zwischen primären und secundären Keimungsvorgängen möglichst scharf verfolgt und durchführt. Unter den secundären cenogenetischen Erscheinungen aber, welche den primären palingenetischen Entwicklungsgang der Keimformen verdecken und fälschen, sind wieder vor Allen wichtig die einflussreichen Verhältnisse des Nahrungsdotters im Gegensatz zum Bildungsdotter, sowie die mannichfaltigen ontogenetischen Heterochronien und Heterotopien. Ausserdem sind auch einige andere Vorgänge, die auf gefälschte und abgekürzte Vererbung sich zurückführen lassen, von bedeutendem Einflusse.

Durch gehörige Verwerthung dieser Erscheinungen, durch jahrelanges Nachdenken über das Verhältniss der Palingenie zur Cenogenie, und durch die neuen Beobachtungsreihen, die ich von diesem Gesichtspunkte aus angestellt habe, ist es mir, wie ich hoffe, gelungen, alle die auffallenden Verschiedenheiten in der Eifurchung und frühesten Keimbildung der Thiere auf vier verschiedene Hauptformen zurückzuführen und von diesen letzteren wieder eine einzige als die ursprüngliche Grundform nachzuweisen, aus der sich die drei anderen Hauptformen phylogenetisch hervorgebildet haben. Diese eine Grundform ist die primordiale Eifurchung, und ihr Product die reine einfache Gastrula („*Archigastrula*“), wie sie z. B. beim *Amphioxus* und bei der *Ascidie* sich noch heute findet (Vergl. Taf. VIII und die V. Tabelle S. 65). Ferner ist es durch diese Reduction möglich geworden, bei sämtlichen Thieren (— natürlich stets mit Ausnahme der Protozoen, die überhaupt keine Keimblätter bilden —) übereinstimmend jene fünf primitiven Entwicklungsstufen nachzuweisen, welche ich bereits in der Monographie der Kalkschwämme (Bd. I, S. 465) als gemeinsame ontogenetische Urformen sämtlicher Metazoen hingestellt und nach dem biogenetischen Grundgesetze phylogene-

tisch gedeutet hatte (Vergl. die VI. synoptische Tabelle S. 66). Jeder, der unter den verschiedenen, gegenwärtig möglichen, phylogenetischen Hypothesen über den Ursprung des Thierreichs die einfachste vorzieht, und demgemäss eine monophyletische Descendenz sämtlicher Metazoen von der Gastraea annimmt, der kann jetzt auch noch weiter gehen, und fussend auf dem gemeinsamen, nunmehr nachgewiesenen Entstehungsmodus der Gastrula (durch Einstülpung der Blastula u. s. w.) auch jene fünf Urstufen der thierischen Formbildung bei allen Metazoen für homolog halten; oder — mit anderen Worten — den ersten gemeinsamen Ursprung aller Thiere bis zum denkbar einfachsten Organismus, bis zum Moner hinab verfolgen. Denn bei gehöriger Berücksichtigung der verschiedenen cenogenetischen Veränderungen, welche der Nahrungsdotter in dem palingenetischen Prozesse der primordialen Eifurchung hervorgebracht hat, ist es in der That möglich, nicht nur die Gastrula, sondern auch die vorhergehenden vier Bildungsstufen dieser wichtigsten Keimform, auf das gemeinsame Urbild der primordialen Eifurchung bei allen Metazoen zu reduciren (Vergl. die VII. synoptische Tabelle S. 67).

Was die vier Hauptformen der Furchung betrifft (die primordiale, inaequale, discoidale und superficiale) so sind es dieselben, welche ich bereits in der Anthropogenie (S. 166) unterschieden habe. Ich hatte dort ausserdem noch zwei andere Hauptformen als pseudototale und seriale Furchung aufgeführt. Indessen lassen sich diese beiden Formen unter die inaequale Furchung subsumiren. Das Verhältniss dieser vier wichtigsten Furchungsformen zu den beiden, bisher allein unterschiedenen Hauptformen der totalen und partiellen Furchung gestaltet sich so, dass die primordiale und inaequale Furchung (rein äusserlich betrachtet) unter den Begriff der totalen, hingegen die discoidale und superficiale unter den Begriff der partiellen Furchung fallen (Tabelle V). Jedoch sind scharfe und abschliessende Grenzen ebenso wenig zwischen unseren vier Hauptformen, als zwischen der totalen und partiellen Furchung zu ziehen. Vielmehr sind alle durch Uebergänge verbunden, und alle lassen sich auf die ursprüngliche Form der primordialen Eifurchung phylogenetisch zurückführen.

V.

Synoptische Tabelle über die wichtigsten Verschiedenheiten in der Eifurchung und Gastrulation der Thiere.

(Die sechs Stämme der Metazoen sind durch die Buchstaben *a—f* bezeichnet:
a Zoophyten (Coelenteraten), *b* Würmer, *c* Mollusken, *d* Echinodermen, *e* Arthropoden, *f* Vertebraten.)

I. Totale Furchung. (Ovula holoblasta).	1. Primordiale Furchung. (Ovula archiblasta). <i>Archigastrula.</i> Taf. VIII.	<i>a.</i> Die meisten Pflanzenthier (Niedere Schwämme, Hydroiden, Medusen, Corallen). <i>b.</i> Viele niedere Würmer (Sagitta, Phoronis, Ascidien, viele Nematoden u. s. w.). <i>c.</i> Einige niedere Mollusken (Spirobranchien u. s. w.). <i>d.</i> Die meisten Echinodermen. <i>e.</i> Einige niedere Gliederthier (Einige Branchiopoden, Pteromalinen?). <i>f.</i> Die Acranier (Amphioxus).
Primäre Gastrula. (Hologastrula).	2. Inaequale Furchung. (Ovula amphiblasta). <i>Amphigastrula.</i> Taf. VII.	<i>a.</i> Viele Pflanzenthier (Manche Spongien, Medusen und Corallen; Siphonophoren, Ctenophoren). <i>b.</i> Die meisten Würmer (Acoelomier, Anneliden u. s. w.). <i>c.</i> Die meisten Mollusken. <i>d.</i> Einzelne Echinodermen. <i>e.</i> Niedere Arthropoden (sowohl Crustaceen, als Tracheaten). <i>f.</i> Cyclostomen, Ganoiden, Amphibien, Placentalien (?).
II. Partielle Furchung. (Ovula meroblasta).	3. Discoidale Furchung. (Ovula discoblasta). <i>Discogastrula.</i> Taf. IV, V.	<i>c.</i> Die meisten Cephalopoden. <i>e.</i> Manche Arthropoden. (Sowohl Crustaceen, als Tracheaten). <i>f.</i> Selachier, Teleostier, Reptilien, Vögel, Monotremen u. Didelphien (?).
Secundäre Gastrula. (Merogastrula).	4. Superficiale Furchung. (Ovula periblasta). <i>Perigastrula.</i> Taf. VI.	<i>b.</i> Einige höhere Würmer (?). <i>e.</i> Die meisten Arthropoden, sowohl Crustaceen als Tracheaten.

VI.

Synoptische Tabelle über die fünf ersten Keimungsstufen der Metazoen, verglichen mit ihren fünf ältesten Ahnenstufen.

Formwerth der fünf ersten Entwickelungsstufen der Metazoen.	Ontogenesis: Die fünf ersten Stufen der Keimes-Entwicklung.	Phylogenesis: Die fünf ersten Stufen der Stammes-Entwicklung.
I. Erste Formstufe: Cytoda. Eine einfachste Cytode (kernlose Plastide).	I. Erste Keimungsstufe: Monerula. Das befruchtete Ei nach Verlust des Keimbläschens.	I. Erste Ahnenstufe: Moneres. Aelteste, durch Urzeugung entstandene Stammform der Metazoen.
II. Zweite Formstufe: Cellula. Eine einfachste, indifferente, amoeboide Zelle (kernhaltige Plastide).	II. Zweite Keimungsstufe: Cytula. „Die erste Furchungskugel“ (das befruchtete Ei mit neugebildetem Zellkern).	II. Zweite Ahnenstufe: Amoeba. Einfachste, älteste, indifferente Stammzelle.
III. Dritte Formstufe: Polycytium. Ein einfachstes Aggregat von einfachen, gleichartigen, indifferenten Zellen.	III. Dritte Keimungsstufe: Morula. „Maulbeerdotter“, kugliger Haufen von einfachen gleichartigen Furchungskugeln.	III. Dritte Ahnenstufe: Synamoebium. Einfachste älteste Gemeinde von gleichartigen indifferenten Zellen.
IV. Vierte Formstufe: Blastosphaera. Eine einfache, mit Flüssigkeit gefüllte Hohlkugel, deren Wand aus einer einzigen Schicht gleichartiger Zellen besteht.	IV. Vierte Keimungsstufe: Blastula. „Keimhautblase“ oder „Keimblase“ (Vesicula blastodermica oder Blastosphaera) oft auch „Planula“ genannt.	IV. Vierte Ahnenstufe: Planaea. Hohlkugel, deren Wand aus einer Schicht von Flimmerzellen besteht (ähnlich der heutigen Magosphaera).
V. Fünfte Formstufe: Metazoarchus. Ein einfacher, einaxiger Hohlkörper mit einer Oeffnung, dessen Wand aus zwei verschiedenen Zellenschichten besteht.	V. Fünfte Keimungsstufe: Gastrula. Einfacher einaxiger Darm-schlauch (Urdarm) mit Urmund; Wand aus den beiden primären Keimblättern gebildet.	V. Fünfte Ahnenstufe: Gastraea. Gemeinsame Stammform aller Metazoen, gleich der Archigastrula des Amphioxus, der Ascidie u. s. w.

VII.

Synoptische Tabelle über die fünf ersten Keimungsstufen der Metazoen, mit Rücksicht auf die vier verschiedenen Hauptformen der Eifurchung.

A. Totale Furchung. (<i>Ovula holoblasta</i>).		B. Partielle Furchung. (<i>Ovula meroblasta</i>).	
a. Primordiale Furchung. (<i>O. archiblasta</i>).	b. Inaequale Furchung. (<i>O. amphiblasta</i>).	c. Discoidale Furchung. (<i>O. discoblasta</i>).	d. Superficiale Furchung. (<i>O. periblasta</i>).
I. Archimonerula. Das befruchtete Ei ist eine Cytode, in der Bildungsdotter und Nahrungsdotter nicht zu unterscheiden sind.	I. Amphimonerula. Eine Cytode, die am animalen Pole Bildungsdotter, am vegetativen Pole Nahrungsdotter besitzt, beide nicht scharf getrennt.	I. Discomonerula. Eine Cytode, die am animalen Pole Bildungsdotter, am vegetativen Pole Nahrungsdotter besitzt, beide scharf von einander getrennt.	I. Perimonerula. Das befruchtete Ei ist eine Cytode, die an der Peripherie Bildungsdotter, im Centrum Nahrungsdotter enthält.
II. Archicytula. Eine Zelle, aus der Archimonerula durch Neubildung eines Kernes entstanden.	II. Amphicytula. Eine Zelle, aus der Amphimonerula durch Neubildung eines Kernes entstanden.	II. Discocytila. Eine Zelle, aus der Discomonerula durch Neubildung eines Kernes entstanden.	II. Pericytula. Eine Zelle, aus der Perimonerula durch Neubildung eines Kernes entstanden.
III. Archimorula. Eine solide (meist kugelige) Masse, aus lauter gleichartigen Zellen gebildet.	III. Amphimorula. Eine rundliche Masse aus zweierlei Zellen zusammengesetzt: Bildungszellen an animalen, Nahrungszellen am veget. Pole.	III. Discomorula. Eine flache Scheibe, aus gleichartigen Zellen zusammengesetzt, dem animalen Pole des Nahrungsdotters aufliegend.	III. Perimorula. Eine geschlossene Blase, aus einer Zellschicht bestehend, die den ganzen Nahrungsdotter umschliesst.
IV. Archiblastula. Eine (meist kugelige) hohle Blase, deren Wand aus einer einzigen Schicht gleichartiger Zellen besteht.	IV. Amphiblastula. Eine rundliche Blase, deren Wand am animalen Pole aus kleinen Exoderm-Zellen, am vegetativen Pole aus grossen Entodermzellen besteht.	IV. Discoblastula. Eine rundliche Blase, deren kleinere Hemisphäre aus den Furchungszellen besteht; grössere Hemisphäre aus dem ungefurchten Nahrungsdotter.	IV. Periblastula. Eine geschlossene Blase, aus einer Zellschicht bestehend, die den ganzen Nahrungsdotter umschliesst (= Perimorula).
V. Archigastrula. Die ursprüngliche reine Gastrula-Form mit leerem Urdarm, ohne Nahrungsdotter; primäre Keimblätter einschichtig.	V. Amphigastrula. Glockenförmige Gastrula, deren Urdarm zum Theil von gefurchtem Nahrungsdotter erfüllt ist.	V. Discogastrula. Scheibenförmige ausgebreitete Gastrula, deren Urdarm ganz von ungefurchtem Nahrungsdotter erfüllt ist.	V. Perigastrula. Blasenförmige Gastrula, deren Urdarm klein, deren grosse Furchungshöhle von Nahrungsdotter erfüllt ist.

I. Das phylogenetische Verhältniss der Palingenie zur Cenogenie.

Die Unterscheidung zwischen Palingenie und Cenogenie, die Erkenntniss der ganz verschiedenen Bedeutung dieser beiden ontogenetischen Erscheinungs-Gruppen und insbesondere die Feststellung des phylogenetischen Verhältnisses derselben zu einander scheint mir von ganz fundamentaler Wichtigkeit für das Verständniss der Gastraea-Theorie, wie für die causale Beurtheilung und mechanische Begründung der Keimesgeschichte überhaupt zu sein. Denn diejenigen ontogenetischen Processe, welche unmittelbar nach dem biogenetischen Grundgesetze auf eine frühere, vollkommen entwickelte, selbständige Stammform zu beziehen und von dieser durch Vererbung übertragen sind, besitzen offenbar eine primäre Bedeutung für die Erkenntniss der causalen phylogenetischen Verhältnisse; dagegen können diejenigen keimesgeschichtlichen Vorgänge, welche erst später durch Anpassung an die Bedingungen des Embryolebens oder des Larvenlebens entstanden und demgemäss nicht als Wiederholung einer früheren selbstständigen Stammform gelten dürfen, offenbar für die Erkenntniss der Stammesgeschichte nur eine ganz untergeordnete, secundäre Bedeutung beanspruchen. Die ersteren habe ich als palingenetische, die letzteren als cenogenetische bezeichnet. Von diesem kritischen Gesichtspunkte aus betrachtet wird die gesammte Ontogenie in zwei verschiedene Haupttheile zerfallen: erstens Palingenie oder „Auszugsgeschichte“, und zweitens Cenogenie oder „Fälschungsgeschichte“. Die erstere ist der wahre ontogenetische Auszug oder die kurze Recapitulation der alten Stammesgeschichte; die letztere ist gerade umgekehrt eine neuere, fremde Zuthat, eine Fälschung oder Verdeckung jenes Auszuges der Phylogenie.

Um sofort an einem Beispiele klar zu machen, was ich durch diese Unterscheidung zu erreichen wünsche, brauchen wir bloss einen Blick auf die Ontogenie des Menschen oder irgend eines anderen Amnioten zu werfen. Als palingenetische Processe, welche unmittelbar auf eine frühere selbständige Stammform zu beziehen, und offenbar getreu durch Vererbung übertragen sind, müssen wir bei allen Amnioten unter Anderen folgende betrachten: die Sonderung der beiden primären Keimblätter, das Auftreten einer einfachen Chorda zwischen Markrohr und Darmrohr, die Erscheinung des einfachen knorpeligen Urschädels, der Kiemen-

bogen und ihrer Gefässe, der Urnieren, die einfache Anlage der fünf Hirnblasen, die einkammerige Urform des Herzens, das Auftreten der primitiven Aorten und der Cardinal-Venen, die hermaphroditische Anlage der inneren und äusseren Geschlechts-Organen u. s. w. Hingegen werden wir als cenogenetische Processe, welche keineswegs auf eine frühere selbständige und völlig entwickelte Stammform zu beziehen, vielmehr durch Anpassung an die Bedingungen des Eilebens oder Embryolebens entstanden sind, zu betrachten haben: die Bildung des Nahrungsdotters und der Eihüllen, des Amnion, der Allantois, die Verhältnisse des embryonalen Dotter-Kreislaufs und Allantois-Kreislaufs, die vorübergehende embryonale Trennung von Urwirbelplatten und Seitenplatten, den secundären Verschluss der Bauchwand und Darmwand, die Nabelbildung, die zusammengekrümmte Keimform u. s. w.

Oder um ein Beispiel aus der Entwicklungsgeschichte der Crustaceen anzuführen, für die uns FRITZ MÜLLER-DESTERRO durch seine bahnbrechende Schrift „Für Darwin“ (1864) ein so bedeutungsvolles und alle Theile der Biogenie erhellendes Licht angezündet hat, so werden wir für die Palingenie dieser Thierklasse vor Allen zu verwerthen haben: die wesentlich übereinstimmende Bildung und Zusammensetzung der *Nauplius*-Larven in den verschiedenen Ordnungen der Crustaceen, die ursprüngliche, einfache Bildung ihres Darmcanals, ihres unpaaren Stirnauges, ihrer drei Paar Schwimmfüsse u. s. w. Ebenso stellt für die höheren Crustaceen, insbesondere die Malacostraca, die charakteristische „*Zoëa*“ mit ihrer typischen Gliederung und Gliedmaassenbildung eine palingenetische Keimform dar. Hingegen wird durch die Cenogenie der Crustaceen zu erklären sein: die partielle Eifurchung und die Bildung des Nahrungsdotters bei der Mehrzahl der Cruster, die Umwachsung desselben durch das Blastoderm, der secundäre Verschluss der Rückenwand, die Krümmung des Embryo innerhalb der Eischale, sowie die Bildung jener mannichfaltigen, sonderbaren Embryonalformen und Larvengestalten, die nicht von den Stammformen ererbt, sondern vielmehr „in dem Kampfe um's Dasein erworben sind, welchen die frei lebenden Larven zu bestehen haben.“ (FRITZ MÜLLER l. c. p. 77.)

Offenbar ist die Unterscheidung jener primären palingenetischen und dieser secundären cenogenetischen Processe für das phylogenetische Verständniss und somit für die mechanische Erklärung der ontogenetischen Thatsachen von der grössten Bedeutung; und zwar um so mehr, je mehr der primäre ursprüngliche

Entwicklungsgang des Embryo durch die secundäre Ausbildung von Eihüllen, von Nahrungsdotter u. s. w. gefälscht, und je mehr durch andere Ursachen die getreue Wiederholung der langen Stammesentwicklung durch die kurze Keimesentwicklung abgekürzt oder verdeckt ist. Wenn man diese höchst wichtigen, aber bisher fast ganz vernachlässigten Verhältnisse nicht gehörig in's Auge fasst, so wird man weder das wahre Causal-Verhältniss zwischen jenen beiden Entwicklungs-Reihen verstehen, noch überhaupt die Bedeutung des biogenetischen Grundgesetzes begreifen können. Schon in der „Generellen Morphologie“ (1866), und eingehender später in der Anthropogenie (1874) habe ich darauf hingewiesen, „wie wichtig es für die richtige und kritische Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes ist, stets beide Seiten desselben im Auge zu behalten. Die erste Hälfte dieses fundamentalen Entwicklungsgesetzes öffnet uns die Bahn der Phylogenie, indem sie uns lehrt, aus dem Gange der Keimesgeschichte denjenigen der Stammesgeschichte annähernd zu erkennen: Die Keimform wiederholt durch Vererbung die entsprechende Stammform (*Palingenesis*). Die andere Hälfte desselben schränkt aber diesen leitenden Grundsatz ein, und macht uns auf die Vorsicht aufmerksam, mit welcher wir denselben anwenden müssen; sie zeigt uns, dass die ursprüngliche Wiederholung der Phylogenese durch die Ontogenese im Laufe vieler Millionen Jahre vielfach abgeändert, gefälscht und abgekürzt worden ist: Die Keimform hat sich durch Anpassung von der entsprechenden Stammform entfernt“ (*Cenogenesis*). Anthropogenie S. 626.

Für die Palingenesis oder die „Auszugs-Entwicklung“ sind demnach von hervorragender Bedeutung die Gesetze der ununterbrochenen (continuirlichen), der befestigten (constituirten), der gleichörtlichen (homotopen) und den gleichzeitlichen (homochronen) Vererbung (Generelle Morphologie, Vol. II, p. 180—190). Diese höchst wichtigen Vererbungs-Gesetze gestatten uns noch heute, aus den vorliegenden Thatsachen der Keimesgeschichte ganz positive Schlüsse auf den ursprünglichen Gang der Stammesgeschichte zu thun. Hingegen sind für die Cenogenesis oder die „Fälschungs-Entwicklung“ ganz besonders wichtig die Gesetze der abgekürzten (abbreviirten) und der gefälschten (modificirten), ganz besonders aber der ungleichörtlichen (heterotopen) und der ungleichzeitlichen (heterochronen) Vererbung. Diese Vererbungsgesetze haben für die Phylogenie nur einen negativen Werth. Für die gesamte Morphologie, und speciell für die Phylogenie,

ist selbstverständlich die Palingenesis von ganz anderer Bedeutung, als die Cenogenesis. Die Morphologie, welche ihre Aufgabe richtig begriffen hat, wird den versteckten Pfad der Phylogenie in dem schwierigen Gebiete der Ontogenie nur dann finden, wenn sie die palingenetischen Prozesse möglichst hervor sucht, die cenogenetischen möglichst eliminirt. Die Physiologie wird umgekehrt an der näher liegenden Cenogenie in vielen Fällen ein weit höheres Interesse haben, als an der Palingenie.

II. Ontogenetische Heterochronien und Heterotopien.

Unter den mannichfaltigen secundären Erscheinungen, welche uns die Cenogenesis darbietet und welche in mehr oder minder ausgeprägtem Gegensatze zu den primären Phänomenen der Palingenesis stehen, sind von besonderer Wichtigkeit vor Allen die Ausbildung des Nahrungsdotters und was damit zusammenhängt; demnächst aber diejenigen Entwicklungs-Vorgänge, welche ich in der Anthropogenie als „ontogenetische Heterochronien und Heterotopien“ bezeichnet habe. Gerade diese Prozesse der Keimesentwicklung, welche zu den entsprechenden Vorgängen der Stammesentwicklung in einem diametralen Gegensatze zu stehen, die Palingenesis zu negiren und das ganze biogenetische Grundgesetz zu erschüttern scheinen, lassen sich durch die Cenogenesis befriedigend erklären. Wie ich in der Anthropogenie bemerkte, „sind die ontogenetischen Heterochronien, welche durch Verschiebung der phylogenetischen Succession entstehen, nicht minder bedeutungsvoll als die ontogenetischen Heterotopien, die durch frühzeitige phylogenetische Wanderung der Zellen aus einem secundären Keimblatt in das andere bewirkt werden; dort wird die Zeitfolge, hier die Raumfolge gefälscht“. Als wichtigste Leuchte zur Erkenntniss dieser cenogenetischen Prozesse dient uns die vergleichende Anatomie, ohne deren Hülfe wir überhaupt die Räthsel der Cenogenesis nicht lösen und den ursprünglichen Pfad der Palingenesis nicht erkennen würden.

Einleuchtende Beispiele solcher Prozesse liefert uns die Keimesgeschichte der verschiedensten Metazoen in Menge. Was zunächst die Heterochronie betrifft, die ontogenetische Zeitverschiebung, oder die cenogenetische Abänderung der palingenetischen Zeitfolge, so können wir im Allgemeinen Fälle von verfrühtem und von verspätetem Auftreten der Organe unterscheiden. Fälle von ontogenetischer Acceleration oder Verfrühung

(wo in der Keimesgeschichte das Organ viel früher erscheint, als es im Verhältniss zu den übrigen Organen ursprünglich in der Stammesgeschichte der Fall war) bietet z. B. bei den Wirbelthieren: das frühzeitige Auftreten der Chorda, die auffallend frühe Entstehung des Gehirns und der Augen (besonders bei den Knochenfischen), der Kiemenspalten, des Herzens (vor den Gefässen) u. s. w. Die Gliederthiere zeigen solche ontogenetische Acceleration besonders in der frühzeitigen Ausbildung gegliederter Extremitäten und der Metamerenkette (des „Primitivstreifs“); die Tracheaten in dem frühen Auftreten der Tracheen, die Crustaceen in der vorzeitigen Ausbildung einer mächtigen Leber. Unter den Mollusken erscheinen in Folge beträchtlicher cenogenetischer Verfrühung auffallend bald die Kalkschalen und die Gehörbläschen; bei den Muscheln die Byssus-Drüse, bei den Schnecken die Radula. Bei den Echinodermen bilden sich oft unverhältnissmässig früh in der Ontogenese die Kalktheile des Skelets aus, die in der Phylogenese sicherlich späteren Ursprungs sind.

Umgekehrt erkennen wir eine ontogenetische Retardation oder Verspätung (wo in der Ontogenie das Organ verhältnissmässig später auftritt, als es ursprünglich in der entsprechenden Phylogenie der Fall gewesen sein muss) z. B. in folgenden Vorgängen: das späte Auftreten der Sexualdrüsen bei den meisten Metazoen, die sehr verspätete Ausbildung des Darmcanals und des Coeloms bei Vielen derselben. Ein sehr auffallendes Beispiel liefert die späte Bildung der Vorkammer-Scheidewand (Septum atriorum) im embryonalen Herzen der höheren Wirbelthiere, welche der Entstehung der Kammerscheidewand (Septum ventriculorum) nachfolgt. In der Phylogenie der Wirbelthiere ist umgekehrt die erstere der letzteren vorausgegangen, wie die Dipneusten, Amphibien und Reptilien beweisen.

Eine nicht minder wichtige Rolle spielen in der Keimesgeschichte der Wirbelthiere die ontogenetischen Ortsverschiebungen oder Heterotopien, die cenogenetischen Abänderungen der palingenetischen Raumfolge. Vor Allen kommen hierbei die Zellenwanderungen und Zellenverschiebungen innerhalb der primären und secundären Keimblätter in Betracht, sowie die secundären Ortsveränderungen der aus den Keimblättern entstehenden Organe. Eine grosse Rolle spielen die ersteren z. B. bei der Entstehung des „mittleren Keimblattes“, des Mesoderms. Als das ursprüngliche palingenetische Verhältniss der Mesodermbildung habe ich in der Anthropogenie die Bildung der

vier secundären Keimblätter hingestellt, indem ich das Hautfaserblatt vom Exoderm, das Darmfaserblatt vom Entoderm ableitete. Beide Faserblätter zusammen, obwohl verschiedenen Ursprungs, verbinden sich secundär zum scheinbar einheitlichen Mesoderm. Die bekannte Spaltung des letzteren in Hautfaserblatt und Darmfaserblatt ist demnach ein tertiärer, kein primärer Vorgang. Wenn also jetzt (wie die meisten Ontogenisten annehmen) das Mesoderm als Ganzes aus einem der beiden primären Keimblätter allein entsteht und wenn das andere daran keinen Antheil nimmt, so ist das meiner Ansicht nach durch Heterotopie zu erklären, und zwar durch sehr frühzeitige (vielleicht schon während der Furchung eintretende) Zellenwanderung aus einem primären Keimblatt in das andere. Ebenso muss ich auch die (von den Meisten angenommene) ontogenetische Entstehung der Sexualdrüsen im Mesoderm als einen cenogenetischen Vorgang deuten, weil diese ursprünglich auf eines der beiden primären Keimblätter zurückzuführen und palingenetisch aus diesen entstanden sind. Auch die vorübergehende Trennung der Urwirbelplatten von den Seitenplatten, sowie viele auffallende Unterschiede in der Bildung der ersten Organ-Anlagen, welche wir bei ontogenetischer Vergleichung der verschiedenen Wirbelthier-Klassen wahrnehmen, dürften durch solche Heterotopien zu erklären sein.

Für Jeden, der das biogenetische Grundgesetz anerkennt und einen tiefen inneren Causalnexus zwischen Ontogenie und Phylogenie annimmt, bedarf es wohl kaum noch eines besonderen Hinweises darauf, welche ausserordentliche Bedeutung diesen bisher noch gar nicht gewürdigten Heterochronien und Heterotopien in der Ontogenie zukommt. Erst wenn man über diese merkwürdigen, bisher unbeachtet bei Seite gelassenen Thatsachen reiflich nachdenkt und den cenogenetischen Charakter derselben anerkennt, wird man das scheinbare Paradoxon verstehen, dass oft bei nahe verwandten Thieren die Ontogenie so beträchtliche Differenzen zeigt, und der Verlauf derselben so bedeutend von dem entsprechenden Verlauf der Phylogenie sich entfernt. Das letztere muss um so mehr der Fall sein und die ursprüngliche Palingenesis muss um so mehr in den Hintergrund treten, je zahlreicher und bedeutender sich jene cenogenetischen Zeitverschiebungen und Ortsverschiebungen im Laufe der Jahrtausende allmählig ausgebildet und zu complexen Phänomenen zusammengeballt haben. Ein solches complexes Phänomen ist z. B. die Bildung eines sogenannten „Primitivstreifs“ d. h. das frühzeitige und imponirende

Auftreten einer Summe von axialen Körpertheilen, welche an der Oberfläche des Keimes in der Hauptaxe derjenigen dipleuren (oder „bilateral-symmetrischen“) Metazoen erscheinen, deren Körper den Formwerth einer Metamerenkette oder einer „gegliederten Person“ besitzt¹⁾. Als solche höchst complexe Gesamt-Resultate, die sich aus zahlreichen und mannichfaltigen cenogenetischen Heterochronien und Heterotopien zusammensetzen, sind ferner offenbar viele Fälle von sogenannter „Zusammenziehung und Vereinfachung“ der Ontogenesis zu deuten, wie sie z. B. GEGENBAUR in der Bildung des Schädels und Gehirns bei den Wirbelthieren, FRITZ MÜLLER in der Gliederung und Differenzirung des Crustaceen-Körpers so einleuchtend nachgewiesen haben. Auch die scheinbar „directe Entwicklung“, ist so zu erklären, welche die Cephalopoden (das Veliger-Stadium der Schnecken überspringend) uns darbieten; und ebenso diejenigen Echinodermen, welche den ursprünglichen Generationswechsel (oder die sogenannte „Metamorphose“) der Mehrzahl dieses Stammes gegenwärtig nicht mehr besitzen.

Von besonderer Bedeutung dürfte für die richtige Würdigung der cenogenetischen Heterochronien und Heterotopien der Umstand sein, dass durch sie im Laufe der Zeit immer auffallender diejenigen Organe in den Vordergrund der Ontogenie gedrängt werden, welche für die betreffenden Hauptgruppen (Stamm, Classe, Ordnung) vorzugsweise charakteristisch und wichtig sind. So treten bei den Wirbelthieren unverhältnissmässig früh und mächtig die Chorda dorsalis und die Kiemenbogen auf; bei den Gliederthieren der sogenannte „Primitivstreif“, die Metamerengrenzen und die Anlagen der gegliederten Extremitäten; bei den odontophoren Mollusken die Radula; bei vielen Echinodermen die Kalktheile des Skelets und die Anlagen des Ambulacral-Systems. Umgekehrt werden im Laufe der Jahrtausende immer mehr diejenigen Organe in den Hintergrund der Ontogenie gedrängt, welche die allgemeinste Bedeutung für sämtliche Metazoen be-

1) Der sogenannte „Primitivstreif“ hat demnach in den verschiedenen Thierstämmen eine ganz verschiedene Bedeutung, so namentlich bei den Anneliden und Arthropoden einerseits, bei den Vertebraten anderseits. Immer aber ist der Terminus „Primitivstreif“ ein sehr unklarer Ausdruck für eine complexe Summe von Phänomenen, die theils palingenetischen, theils cenogenetischen Ursprungs sind. Die Unterscheidung von „Entwicklung mit oder ohne Primitivstreif“, wie sie z. B. LEUCKART, CLAUS und viele Andere für sehr wichtig halten, ist im Grunde ganz unwichtig und werthlos.

sitzen, vor Allem also Urdarm und Urmund in ihrer ursprünglichen Gestalt. Desshalb ist auch die reine, primordiale Gastrula (*Archigastrula*), welche durch Invagination einer einfachsten Blastula (*Archiblastula*) entsteht, vorzugsweise bei den niedersten, indifferentesten und ältesten Formen der verschiedenen Gruppen bis heute am getreuesten conservirt worden (*Gastrophysa*, *Monoxenia*, *Sagitta*, *Phoronis*, *Argiope*, *Terebratula*, *Uraster*, *Toxopneustes*, *Ascidia*, *Amphioxus*).

III. Palingenetischer Bildungsdotter und cenogenetischer Nahrungsdotter.

Die auffallendste und für die frühesten Keimungs-Processe der Metazoen weitaus wichtigste von allen cenogenetischen Erscheinungen ist die Ausbildung eines sogenannten „Nahrungsdotters“, im Gegensatze zu dem „Bildungsdotter“. Bei sehr vielen Thieren der verschiedensten Gruppen, namentlich aber bei den niederen und unvollkommneren (also phylogenetisch älteren) Formen fehlt ein separater Nahrungsdotter ganz und der Embryo entsteht einzig und allein aus dem „*Protoplasma*“ der Eizelle, dem Bildungsdotter (*Morphoblastus* oder *Protolecithus*, *Vitellus formativus*). Zu diesem primären Bildungsdotter tritt nun aber bei vielen anderen Thieren, namentlich höheren und vollkommneren (also phylogenetisch jüngeren) Formen in sehr verschiedenen Klassen die besondere, zur Ernährung des Embryo dienende Vorrathsmasse, welche als „*Deutoplasma*“ (VAN BENEDEN) sich zum Protoplasma der Eizelle zugesellt, der Nahrungsdotter (*Trophoblastus* oder *Metalecithus*, *Vitellus nutritivus*).

Diese Sonderung von Bildungsdotter und Nahrungsdotter bedingt von Anfang der Keimesentwicklung an höchst auffallende Unterschiede bei den verschiedenen, oft nahe verwandten Thierklassen (ja selbst oft bei nahe verwandten Thieren einer Klasse); Unterschiede, welche ihre Wirkung bald auf kürzere, bald auf längere Zeit des Embryolebens erstrecken, die palingenetische Identität der Keimesentwicklung bei nahe verwandten Thieren oft ganz verdecken und überhaupt eine Masse von Täuschungen hervorrufen. Wenn man das Chaos von widersprechenden Beobachtungen, unvereinbaren Ansichten und entgegengesetzten Meinungen überblickt, welches gegenwärtig die Keimesgeschichte der Thiere darbietet, — besonders in Betreff der frühesten und wichtigsten Stadien der Entwicklung, — so wird man wohl nicht irre gehen, wenn man in

der grossen Mehrzahl der Fälle die eigentliche Urquelle dieser Verwirrung in dem Auftreten des Nahrungsdotters und den davon abhängigen cenogenetischen Veränderungen sucht.

Je auffallender nun diese Unterschiede in den ersten Stadien der Keimesentwicklung sich darstellen, je mehr die Anwesenheit oder Abwesenheit eines Nahrungsdotters selbst nahe verwandte Thiere zu trennen scheint, desto wichtiger ist es, den cenogenetischen Charakter aller dieser secundären Veränderungen im Auge zu behalten und sich das ursprüngliche Bild der dadurch verdeckten palingenetischen Processe nicht trüben zu lassen. Denn in allen Fällen ist der Nahrungsdotter ein secundäres cenogenetisches Product, welches den primären palingenetischen Entwicklungsgang des Keimes zwar vielfach abändern und verdecken, aber dessen morphologische Bedeutung nicht im Mindesten abschwächen kann. Während viele Ontogenisten, geblendet durch die Grösse und die oft sehr complicirte Zusammensetzung des Nahrungsdotters, einen höchst wichtigen und selbst die Formbildung des werdenden Thieres unmittelbar beeinflussenden Körper in demselben erblicken, werden wir umgekehrt denselben stets nur als einen ganz untergeordneten Factor der Keimesgeschichte ansehen, der zwar für die Physiologie des Embryo höchst bedeutungsvoll sein kann, für die Morphologie hingegen werthlos ist.

Um das Verhältniss des Nahrungsdotters zur Eifurchung richtig zu beurtheilen, müssen wir uns stets an drei wichtige Grundsätze erinnern, erstens, dass das Ei ursprünglich stets eine einfache Zelle ist, zweitens, dass die Eifurchung nichts anderes als eine einfache oft wiederholte Zellentheilung ist, und drittens, dass der Nahrungsdotter zur primären Eizelle stets als ein secundäres Product hinzutritt, welches an den activen Veränderungen der ersteren nur einen mehr oder minder ausgedehnten passiven Antheil nimmt ¹⁾. Als actives Element der Eifurchung können wir überall nur das Protoplasma und den

1) Die gegenwärtig zur Geltung gelangte Vorstellung, dass das Thier-Ei eine einfache lebendige Zelle und die Eifurchung eine wiederholte Zellentheilung ist, steht mit der Zellentheorie wie mit der Phylogenie in bestem Einklang. Die ganz entgegengesetzten, wunderlichen, allgemeinen Ansichten, welche GOETTE kürzlich in seiner Keimungsgeschichte der Unke publicirt hat, werden jene fundamentale Ueberzeugung nicht erschüttern. Obwohl es kaum nöthig ist, meinen principiellen Gegensatz zu den meisten allgemeinen Anschauungen GOETTE's hier zu constatiren, thue ich es doch, weil seine speciellen Anschauungen über Gastrulabildung (und besonders über die Invagination der Gastrula) wesentlich mit den meinigen übereinstimmen.

Nucleus der Furchungszellen betrachten. Der Nahrungsdotter hingegen ist nur ein passiver Bestandtheil des Eies, eine Vorrathskammer oder ein Proviant-Magazin, aus dem der entstehende Embryo den Nahrungsstoff entnimmt. Allerdings kann bisweilen der Nahrungsdotter noch längere Zeit nach der erfolgten primären Furchung des Bildungsdotters einer secundären Zerklüftung unterliegen. Aber auch die so entstehenden wirklichen „Dotterzellen“ spielen nur eine untergeordnete und passive Rolle gegenüber den formbildenden activen „Bildungszellen“ der Keimblätter. Je nach dem verschiedenen Massen-Verhältniss, in welchem das „Deutoplasma“ des Nahrungsdotters zu dem ursprünglichen „Protoplasma“ der Eizelle hinzukommt, und je nach der verschiedenen Vertheilung des ersteren im letzteren wird derselbe an der Furchung einen sehr verschiedenen passiven Antheil nehmen.

Die Verhältnisse des Nahrungsdotters zur Eizelle und zur Eifurchung sind in den beiden Preisschriften von EDOUARD VAN BENEDEN¹⁾ und von HUBERT LUDWIG²⁾ so ausführlich erörtert worden, dass wir hier nicht weiter darauf einzugehen brauchen, sondern einfach auf letztere verweisen können. Wenngleich unsere Auffassung in einigen Einzelheiten abweicht, stimmt sie doch in allem Wesentlichen mit derjenigen von VAN BENEDEN und LUDWIG überein. Die zahlreichen neuen Beobachtungen über die verschiedenen Arten der Eifurchung, welche in jüngster Zeit angestellt worden sind, scheinen übrigens geeignet, die von VAN BENEDEN unterschiedenen Kategorien der Eifurchung, welche auf der (l. c. p. 260) von ihm gegebene Tabelle übersichtlich zusammengestellt sind, wesentlich zu vereinfachen. Wenn man die Gastrula als das gemeinsame Endresultat der Furchung bei sämtlichen Metazoen im Auge behält, so dürfte die Unterscheidung derjenigen vier Hauptformen der Eifurchung und Gastrulabildung vorläufig genügen, welche ich in den beiden synoptischen Tabellen V und VI (S. 65 und 66) zusammengestellt habe. Nur bei der „primordialen Eifurchung“ bildet der active Bildungsdotter für sich allein, als primärer palingenetischer Organismus, das ganze Ei und den daraus hervorgehenden Keim. Bei den drei übrigen Furchungsformen hingegen, bei der inaequalen, discoidalen und superficialen Eifurchung tritt der passive Nahrungsdotter, als secundäres cenogenetisches Pro-

1) EDOUARD VAN BENEDEN, Recherches sur la Composition et la Signification de l'oeuf. Bruxelles 1870.

2) HUBERT LUDWIG, Ueber die Eibildung im Thierreiche. Würzburg 1874.

duct, zu ersterem hinzu, bald nur theilweise und nicht scharf geschieden (inaequale Furchung), bald vollständig und scharf getrennt discoidale und superficiale Furchung).

10. Die vier Hauptformen der Eifurchung und Gastrula-bildung.

I. Die primordiale Furchung und die Archigastrula (Taf. VIII).

Bei Beurtheilung der zahlreichen verschiedenen Formen, unter welchen die Eifurchung und die erste Anlage des embryonalen Körpers bei den verschiedenen Thieren auftritt, wird zuerst die Frage zu stellen und zu beantworten sein, ob wir eine einzige Form derselben als die ursprünglichste und als gemeinsamen Ausgangspunkt für die übrigen Formen betrachten dürfen. Wie die vergleichende Anatomie als Phylogenie der Organe die Aufgabe hat, alle stammverwandten entwickelten Formen einer natürlichen Hauptabtheilung, z. B. alle Wirbelthiere, auf eine gemeinsame ursprüngliche Stammform zurückzuführen, so stellt sich die vergleichende Ontogenie die entsprechende Aufgabe, auch die verschiedenen Formen der Eifurchung und Keimbildung bei allen Gliedern einer solchen Hauptabtheilung aus einer gemeinsamen ursprünglichen Grundform abzuleiten. Wer aber die monophyletische Descendenz nicht nur für alle Glieder eines Stammes fordert, sondern auch, unserer Hypothese folgend, die gemeinsame Abstammung aller Metazoen-Stämme von einer einzigen Stammform, der *Gastraea* annimmt, der muss auch dem entsprechend alle verschiedenen Keimformen sämtlicher Metazoen auf eine ursprüngliche gemeinsame Gastrula zurückzuführen suchen.

Die Entstehung dieser einfachen, ursprünglichen und unverfälschten Gastrula liegt noch heute in der Keimesgeschichte zahlreicher niederer Thiere klar vor Augen und beweist sowohl durch die auf einander folgenden, überall wesentlich gleichen Stufen ihrer Bildung, wie durch ihre Verbreitung bei den niedersten, indifferentesten und ältesten Thierformen der verschiedenen Stämme, dass sie als der Ausgangspunkt für das Verständniss an die Spitze gestellt werden muss. Ich bezeichne daher diese älteste und wichtigste Form der Eifurchung als die primordiale, und die daraus hervorgegangene ursprüngliche Gastrula-Form als die Archigastrula (Taf. VIII).

Wir finden diese primordiale Form der Furchung und der reinen Gastrulabildung noch heute in vollständiger Uebereinstimmung wohl erhalten bei den niedersten Repräsentanten sämtlicher Thierstämme: a) unter den Zoophyten (Coelenteraten) bei den Gastraeiden (*Gastrophysa*, Taf. VIII), bei verschiedenen Spongien, Hydroiden, Medusen und Corallen; b) unter den Würmern bei vielen niederen Wurmformen verschiedener Classen, z. B. *Sagitta*, *Phoronis*, *Ascidia*; c) unter den Mollusken bei den meisten (?) Spirobranchien, sowie vielleicht bei einigen Muscheln und Schnecken; d) unter den Echinodermen bei der grossen Mehrzahl dieses Stammes, soweit man nach den jetzt vorliegenden Untersuchungen schliessen darf; e) unter den Arthropoden bei einigen niederen Formen, sowohl Crustaceen (einige Branchiopoden) als Tracheaten (Pteromalinen?); f) unter den Wirbelthieren einzig und allein bei den Acraniern (*Amphioxus*). Um den Nachweis der weiten Verbreitung dieser primordialen Furchungsform und der daraus entstehenden *Archigastrula* hat sich vor Allen A. KOWALEVSKY verdient gemacht, der sie u. A. zuerst beobachtet hat bei *Amphioxus*, *Phallusia*, *Asteracanthion*, *Ophiura*, *Echinus*, *Argiope*, *Phoronis*, *Sagitta*, *Actinia*, *Cereanthus*, *Pelagia*, *Cassiopeja*, *Rhizostoma* u. s. w.

Wir dürfen es als eine ontogenetische Thatsache von höchstem morphologischen Interesse und von grösster phylogenetischer Bedeutung hervorheben, dass bei allen diesen Thieren, also bei Angehörigen sämtlicher Metazoen-Stämme, ganz dieselbe Form der primordialen Furchung sich ebenmässig wiederholt und auf ganz gleiche Weise zur Entstehung einer und derselben *Archigastrula*-Form führt (Fig. 119, 120). In allen Fällen führt uns hier der palingenetische Process fünf auf einander folgende Hauptstadien der Keimbildung vor Augen, welche beim Mangel jeglicher cenogenetischen Störung unmittelbar auf die ältesten phylogenetischen Entwicklungsstufen sämtlicher Metazoen bezogen werden können. Ich habe diese fünf ontogenetischen Stadien bereits früher, in der Natürlichen Schöpfungsgeschichte (S. 444) und in der Anthropogenie (S. 396) mit den fünf ersten Stufen der systematischen Entwicklung in Parallele gesetzt und demgemäss phylogenetisch gedeutet (Vergl. die VI. Tabelle). Es scheint mir jetzt, mit Rücksicht auf das phylogenetische Verhältniss der primordialen Furchung zu den drei anderen Furchungs-Formen, zweckmässig, die besonderen Eigenthümlichkeiten jener fünf ältesten Formstufen bei den archiblastischen Eiern auch in deren Benennung

zum Ausdruck zu bringen und durch ein vorgesetztes „*Archì*“ zu bezeichnen. Ich nenne demnach jene fünf palingenetischen Keimstufen der archiblastischen Eier, aus denen die entsprechenden cenogenetischen Keimformen der amphiblastischen, discoblastischen und periblastischen Eier erst secundär entstanden sind: 1. *Archimonerula*, 2. *Archicytula*, 3. *Archimorula*, 4. *Archiblastula* und 5. *Archigastrula* (Vergl. die VII. Tabelle, S. 67).

Die *Archimonerula* (Taf. VIII, Fig. 111), das erste Stadium der primordialen Furchung, zeigt uns das befruchtete Ei, nach Verlust des Keimbläschens und nach Verschmelzung der Spermazellen mit der Dottermasse, in jenem denkbar einfachsten Formzustande, welcher der phylogenetischen Stammform des *Moneres* vollkommen entspricht. Ich habe schon früher wiederholt darauf hingewiesen, welche hohe Bedeutung in dieser Beziehung die *Monerula* besitzt und komme später nochmals darauf zurück. Hier sei nur noch besonders hervorgehoben, dass unter den vier Hauptformen der *Monerula* die *Archimonerula* allein das primordiale Formverhältniss vollkommen rein wiederholt. Da ein vom Bildungsdotter gesonderter Nahrungsdotter nicht nachzuweisen ist, müssen wir die *Archimonerula* als eine *Cytode* von denkbar einfachster morphologischer Beschaffenheit betrachten.

Ebenso stellt sich uns die *Archicytula* (Fig. 112), die zweite Keimungsstufe der archiblastischen Eier, als eine ganz einfache, indifferente Zelle dar; aus der *Archimonerula* durch Neubildung eines Nucleus entstanden. Diese Zelle, die sogenannte „erste Furchungszelle“ zeigt in ihrem Protoplasma ebenfalls keinerlei Differenz von *Morpholecithus* und *Tropholecithus*. Bei der weiteren Entwicklung unterliegt diese Zelle einer vielfach wiederholten, vollkommen regelmässigen Zellentheilung, so dass zuerst 2, dann 4, darauf 8, 16, 32, 64, 128 Zellen u. s. w. entstehen. Diese Furchungszellen bleiben bis zur Beendigung des Furchungs-Processes völlig gleich und lassen keinerlei Unterschiede erkennen (Fig. 113, 114).

Die *Archimorula*, das dritte Stadium des primordialen Furchungs-Processes (Fig. 115), zeigt uns demzufolge eine „maulbeerförmige oder brombeerförmige“ solide Kugel, welche aus lauter gleichen indifferenten Zellen zusammengesetzt ist. Irgend welche Differenzen zwischen plastischen und trophischen Furchungskugeln, zwischen „Bildungszellen“ und „Nahrungszellen“, sind auch nach vollständig beendigter Furchung an diesem kugeligen Zellenhaufen durchaus nicht wahrzunehmen.

Dasselbe gilt auch noch von den sämtlichen Zellen, welche den Keim der vierten Stufe, die Archiblastula zusammensetzen (Taf. VIII, Fig. 116; Taf. II, Fig. 20, 29; Taf. III, Fig. 41).

Die gleichartigen Zellen welche bisher dicht zusammengedrängt die solide Morula bildeten, sind jetzt durch Ansammlung von Flüssigkeit oder Gallert im Inneren der Maulbeer- kugel aus einander getreten und haben sich sämtlich an die Peripherie derselben begeben. Der Keim stellt demnach jetzt eine mit Flüssigkeit gefüllte Hohlkugel dar, deren Wand aus einer einzigen Schicht von gleichartigen Zellen besteht. Die davon umschlossene Höhle ist die Furchungshöhle oder BAER'sche Höhle; *Blastocoeloma*, *Cavum segmentationis*). Die einfache, gleichartige, epithelförmige Zellschicht ist die Keimhaut oder das *Blastoderma*. Irgend welche formbestimmende Axen und überhaupt irgend welche Differenzen verschiedener Körpertheile sind an dieser Keimform noch nicht vorhanden. Zwar dürfen wir auf Grund der nachfolgenden Invagination annehmen, dass physiologische (resp. physikalische und chemische) Differenzen zwischen animalen und vegetativen Zellen an den beiden Hälften der Hohlkugel bereits bestehen. Aber morphologisch sind diese virtuellen Verschiedenheiten noch nicht ausgeprägt und treten erst bei der nun folgenden Bildung der Archigastrula actuell in die Erscheinung.

Die Archigastrula bildet die fünfte Stufe der primordialen Furchung (Taf. II, Fig. 17, 21, 22, 23, 25, 31, 33; Taf. III, Fig. 43, 44; Taf. VIII, Fig. 119, 120). Der einaxige blasenförmige Keim umschliesst eine einfache einaxige Höhle, den Urdarm (*Pro-gaster* oder *Protogaster*, *a*). Dieser ist an dem einen (animalen) Pole der Axe geschlossen; an dem anderen (vegetativen) Pole derselben mündet er durch eine einfache Oeffnung nach aussen: Urmund (*Prostoma* oder *Protostoma*, *o*). Die Wand der Urdarmhöhle (die Darmwand und Leibeswand zugleich ist), besteht aus zwei verschiedenen, eng an einander liegenden Zellschichten, den beiden primären Keimblättern: aussen Hautblatt oder *Exoderma* (auf Taf. II und III blau gezeichnet); innen Darmblatt oder *Entoderma* (auf beiden Tafeln roth gezeichnet). Die Zellen des Hautblattes oder die „animalen Keimzellen“ sind gewöhnlich zahlreicher, kleiner, heller und weniger reich an Körnchen, als die Zellen des Darmblattes oder die „vegetativen Keimzellen“.

Die Entstehung der Archigastrula aus der Archiblastula erfolgt ursprünglich stets durch Einstülpung oder Invagina-

tion (*Gastrula invaginata*, RAY-LANKESTER). Diese bedeutungsvolle Einstülpung hat zuerst KOWALEVSKY bei den angeführten Repräsentanten aller Typen beobachtet. Ausserdem ist sie aber auch von vielen anderen Beobachtern bei den verschiedensten Metazoen nachgewiesen worden. Ich selbst habe diesen Process in ganz übereinstimmender Form bei *Gastrophysa* (Fig. 118), bei mehreren Corallen (*Actinia*, *Monoxenia*), bei *Echinus* und bei *Phallusia* beobachtet, und mich von der Richtigkeit der übereinstimmenden Beobachtungen von CARL RABL bei *Limnaeus* überzeugt (Fig. 29—31). Die Invagination beginnt stets damit, dass an einer bestimmten (physiologisch determinirten, aber morphologisch noch nicht differenzirten) Stelle der Oberfläche sich im Blastoderm eine kleine kreisrunde Grube bildet. Diese vertieft sich durch fortschreitende Einstülpung zu einer Höhle, die sich auf Kosten der dadurch verdrängten Furchungshöhle vergrössert. Letztere schwindet zuletzt ganz und nunmehr ist der Urdarm der einzige Hohlraum des Gastrula-Körpers. Jedoch bleibt bei mancher Archigastrula (z. B. von vielen Echinodermen, Fig. 33) die Einstülpung unvollständig und bleibt auch noch ein Rest der Furchungshöhle (*s*) neben der Urdarmhöhle (*a*) bestehen.

Mit der Einstülpung der Blastula tritt die erste Axenbildung im Keim auf, der Gegensatz zwischen oralem und aboralem Körperende. Da der Urmund der Gastrula bei allen Metazoen an dem späteren aboralen Ende der Längsaxe zu liegen scheint, so muss auch dieser vegetative Pol eigentlich als aboraler bezeichnet werden. Indem durch die fortschreitende, vom Protostom-Pol gegen den Oral-Pol gerichtete Einstülpung der Blastula die Furchungshöhle Schritt für Schritt sich verengt und schliesslich verschwindet, legt sich zugleich das eingestülpte, innere, vegetative Blatt (*Entoderma*) unmittelbar an das nicht eingestülpte, äussere, animale Blatt (*Exoderma*) an. Der höchst bedeutungsvolle fundamentale Gegensatz zwischen den beiden primären Keimblättern, der in den beiden Hemisphären der Archiblastula physiologisch jedenfalls schon vorhanden war, also potentiell existirte, tritt durch die Invagination der Archigastrula zuerst actuell in die Erscheinung und wird morphologisch offenbar.

Von ganz besonderer Bedeutung für die Organogenie und Histogenie der Metazoen ist der Mundrand der Archigastrula, oder genauer gesagt der Urmundrand (*Properistoma*). So nenne ich den kreisförmigen Ring, in welchem das Entoderm in das Exoderm

unmittelbar übergeht. Er ist identisch mit dem viel besprochenen und höchst wichtigen „Randwulst oder Keimwulst“ der discoblastischen Metazoen und verdient als erster Ausgangspunkt für die ältesten Anlagen der wichtigsten Mesoderm-Producte ganz besondere Berücksichtigung. Innerhalb dieses Urmundrandes, in dem ringförmigen Falze zwischen Entoderm und Exoderm, sondern sich von den primären Keimblättern zuerst einige grosse Zellen ab, welche die früheste Grundlage des Mesoderm bilden.

II. Die inaequale Furchung und die Amphigastrula (Taf. VII).

An die primordiale Segmentation schliesst sich zunächst diejenige Form an, die ich in der Anthropogenie als inaequale Furchung bezeichnet habe, und deren Product die *Amphigastrula* ist. Bisher hat man diese wichtige Form der Eifurchung mit der primordialen unter dem Gesamtbegriff der „totalen Furchung“ vereinigt, obgleich sie sehr wesentlich von der letzteren verschieden ist. Allerdings sind beide Furchungsformen durch eine continuirliche Reihe von vermittelnden Zwischenformen mit einander verbunden; wie auch zweifellos die inaequale aus der primordialen phylogenetisch entstanden ist. Allein nicht nur das Endproduct ist sehr verschieden, sondern auch der Furchungs-Process selbst schlägt entweder von Anfang an oder doch während seines Verlaufes eine wesentlich verschiedene Richtung ein.

Am längsten bekannt und am genauesten untersucht ist die inaequale Furchung bei den Fröschen und anderen Amphibien; in ganz gleicher Form ist sie später bei *Petromyzon* und bei *Accipenser* wiedergefunden worden. Wahrscheinlich dürfte sie auch bei den Dipneusten sich finden. Auch die Furchung der meisten Säugethiere (wahrscheinlich aller Placentalthiere) ist in diese Gruppe zu rechnen. Somit besitzt die inaequale Furchung unter den Wirbelthieren eine ausgedehnte Verbreitung. Unter den Wirbellosen finden wir ganz dieselbe ungleiche Segmentation zunächst bei der grossen Mehrzahl der Mollusken wieder; bei den meisten Schnecken und Muscheln, wahrscheinlich auch bei einigen Cephalopoden und vielen Brachiopoden. Unter den Arthropoden ist dieselbe, wie es scheint, bei den niederen Crustaceen und Tracheaten ziemlich verbreitet, jedoch in den meisten Fällen nicht hinreichend genau untersucht. Im Stamme der Echinodermen scheinen nur wenige Formen (z. B. einzelne Asteriden und Holo-

thuriern mit abgekürzter, sogenannter „directer“ Entwicklung) dieselbe zu besitzen. Dagegen ist sie unter den Würmern sehr verbreitet und wahrscheinlich der grossen Mehrzahl derselben eigen (Anneliden, Gephyreen, Rotatorien, Nematoden, Acoelomen u. s. w.). Wie weit die inaequale Furchung unter den Pflanzenthieren verbreitet ist, lässt sich zur Zeit noch nicht übersehen; die Ctenophoren und Siphonophoren liefern ausgezeichnete Beispiele; doch scheint sie auch bei anderen Hydromedusen, bei Corallen und Spongien häufig vorzukommen.

Meine eigenen Untersuchungen über inaequale Furchung und Amphigastrula-Bildung betreffen vorzugsweise einige Siphonophoren, Anneliden, Crustaceen, Gasteropoden und Amphibien. Als vorzugsweise geeignete Paradigmata stütze ich mich in der folgenden Darstellung hauptsächlich auf einen röhrenbewohnenden Borstenwurm (*Fabricia*, aus der Familie der Sabelliden; Taf. VII, Fig. 91—102), und auf eine gasteropode Schnecke (wahrscheinlich *Trochus* oder ein verwandtes Genus, Taf. VII, Fig. 103—110. Der Laich beider Thiere war auf den Strandfelsen von Ajaccio nicht selten und eignete sich bei der geringen Grösse der Eier und der mässigen Undurchsichtigkeit der Nahrungszellen besonders zur Verfolgung der Gastrulabildung. Insbesondere gewährten Präparate, welche mit Carmin und Hämatoxylin gefärbt waren und dann längere Zeit in Glycerin gelegen hatten, sehr befriedigende Ansichten.

Obgleich die inaequale Furchung sich einerseits an die primordiale eng anschliesst und durch zahlreiche vermittelnde Zwischenstufen unmittelbar mit ihr verbunden ist, so erscheint sie doch anderseits früher oder später wesentlich verschieden und bietet eben so allmähliche Uebergangs-Formen zur discoidalen Furchung. Ihre wesentliche Eigenthümlichkeit besteht darin, dass sich früher oder später, entweder schon im Beginn oder im weiteren Verlaufe des Furchungsprocesses, jedenfalls vor Ablauf desselben, ein Gegensatz zwischen der animalen und der vegetativen Hälfte des Eies offenbart und somit auch eine durch diesen Gegensatz beider Pole charakterisirte Axe entsteht. Bei der primordialen Furchung tritt dieser Gegensatz und die Bildung der ersten Axe erst viel später auf, nämlich nachdem die Blastula ausgebildet ist und sich einzustülpen beginnt. Bei sehr vielen amphiblastischen Eiern ist der Gegensatz zwischen animaler und vegetativer Hemisphäre sogar schon vor Beginn der Furchung erkennbar, indem diejenige (meist untere, weil schwerere) Hälfte der Eizelle, aus der später die Entodermzellen hervorgehen, sich durch besondere Fär-

bung (Anhäufung von Pigmentkörnern) oder durch Ansammlung einer grösseren Menge von Fettkörnern oder von eigenthümlichen Formelementen des Dotters auszeichnet; hingegen vermisst man diese in der entgegengesetzten (meist oberen und helleren) Hälfte der Eizelle, welche den Kern umschliesst, und welche später das Material für die Exodermzellen liefert. Stets offenbart sich bei den amphiblastischen Eiern der Antagonismus zwischen jenen vegetativen und diesen animalen Zellen früher oder später dadurch, dass die ersteren sich langsam, die letzteren rascher vermehren. Immer aber ist trotzdem die Furchung vollständig, und es bleibt kein Rest von ungefurchtem Nahrungsdotter zurück, wie bei den discoblastischen und cryptoblastischen Eiern.

In jenen Fällen, wo das Deutoplasma der vegetativen Eihälfte sich durch Pigmentirung oder Reichthum an dunkeln Fettkörnern u. dergl. auffallend von dem hellen Protoplasma der animalen Eihälfte unterscheidet, wie bei unserer *Fabricia*, ist auch schon der Cytoden-Zustand der befruchteten Eizelle als Amphimonerula deutlich charakterisirt (Taf. VII, Fig. 91). Vom Amphibien-Ei hat GOETTE dieselbe Amphimonerula abgebildet (Ontogenie der Unke, Atlas Taf. I, Fig. 13).

Die Amphicytula (Fig. 92), die „erste Furchungskugel“ des amphiblastischen Eies, ist in diesen Fällen natürlich gleicherweise schon an der Differenz der animalen und vegetativen Hemisphäre erkennbar. In der ersteren liegt der neugebildete Kern. Gewöhnlich spricht sich dann die Differenz beider Hemisphären auch schon beim Beginne der Furchung darin aus, dass die erste Theilungs-Ebene die Amphicytula in zwei ungleiche Hälften theilt, eine kleinere animale Zelle (die Mutterzelle des Exoderm) und eine grössere vegetative Zelle (die Mutterzelle des Entoderm). Das ist bei vielen Anneliden der Fall (*Fabricia*, Fig. 93), und ebenso bei Rotatorien und Gephyreen. Gewöhnlich theilt sich dann zunächst bloss die kleinere animale Zelle weiter (in 2, 4, 8 u. s. w.), während die grössere vegetative Zelle erst später nachfolgt (Fig. 94, 95, 96). Bei vielen anderen amphiblastischen Eiern (besonders von Mollusken) sind die ersten vier oder acht Furchungskugeln von gleicher Grösse und erst bei der weiteren Theilung der Furchungskugeln treten allmählich die Unterschiede zwischen den animalen und vegetativen Zellen hervor. Sehr häufig sind hier namentlich die vier ersten Furchungszellen, welche durch zwei auf einander senkrechte Meridianfurchen getrennt werden, gleich gross (Fig. 103). Dann aber entsteht eine Ringfurche nicht im Aequator

des Eies, sondern diesem parallel, näher dem animalen Pol, so dass jede dieser vier Furchungskugeln (eigentlich Kugel-Quadranten) in zwei verschiedene Hälften zerfällt, eine obere (animale) kleinere, und eine untere (vegetative) grössere Hälfte (Fig. 104, 105). Die vier kleineren Zellen bilden die erste Grundlage des Exoderms, die vier grösseren diejenige des Entoderms (Fig. 34). Im weiteren Verlaufe theilen sich die ersteren stets rascher als die letzteren, so dass am animalen Pole der Eiaxe eine grössere Anzahl von kleineren Zellen, am vegetativen eine kleinere Anzahl von grösseren Zellen zu finden ist. So folgt z. B. bei unserem Trochus-Ei (wie bei sehr vielen anderen Schnecken-Eiern) auf das achtzellige Stadium (Fig. 104, 105) ein Stadium, in welchem acht animale auf vier vegetativen Zellen liegen (Fig. 106, 107); später ein Stadium mit sechzehn animalen und acht vegetativen Zellen (Fig. 108). Wenn die Theilungsfähigkeit der vegetativen Zellen schon frühzeitig erlahmt, während diejenige der animalen Zellen fort dauert, so geht die inaequale Furchung allmählich in die discoidale über. Im Uebrigen bietet dieselbe eine grosse Anzahl specieller Verschiedenheiten dar, auf welche einzugehen nicht im Bereiche unseres Zieles hier liegt. Die bekannten zahlreichen Arbeiten über die Eifurchung der Amphibien, der Schnecken, Anneliden, Rotatorien u. s. w. schildern eine Fülle von mehr oder minder auffallenden, meist aber unwichtigen Modificationen.

Die Amphimorula, welche aus dieser inaequalen Furchung des amphiblastischen Eies hervorgeht, erscheint stets bereits als ein einaxiger (monaxonier) Körper, dessen beide Pole meist schon äusserlich, immer aber auf einem durch die Axe gehenden Meridian-Schnitt eine wesentlich verschiedene Zusammensetzung zeigen (Fig. 97 und 108). Die animale Hemisphäre zeigt sich aus einer bedeutenden Anzahl kleiner (meist helleren) Zellen („Bildungszellen“), die vegetative Hemisphäre hingegen aus einer geringen Anzahl grosser (meist dunkleren) Zellen zusammengesetzt („Nahrungszellen“). Erstere repräsentiren den animalen „Bildungskeim“, die Exoderm-Anlage, letztere den vegetativen „Nahrungskeim“, die Entoderm-Anlage. In vielen Fällen der amphiblastischen Furchung tritt schon frühzeitig im Inneren der Zellenmasse die „Furchungshöhle (s)“ auf, so dass die Amphimorula unmerklich in die Amphiblastula übergeht; so z. B. bei den Amphibien (Fig. 51) und Cyclostomen (Fig. 45, 46).

Die Amphiblastula, das vierte Stadium der inaequalen Furchung, ist von der Amphimorula wesentlich nur durch die voll-

ständige Ausbildung jener excentrischen, mit Flüssigkeit gefüllten „Furchungshöhle“ verschieden. Während diese „Segmentationshöhle“ oder BAER'sche Höhle“ häufig, wie bemerkt, schon frühzeitig oder selbst im Beginne des Furchungsactes zwischen den aus einander weichenden Furchungskugeln erscheint, so gelangt sie dagegen in vielen anderen Fällen erst nach beendigter Furchung zur selbstständigen Abrundung und Abgrenzung (Fig. 26, 27, 98, 109). Es treten dann die Furchungszellen an die Peripherie der im Inneren sich ausdehnenden Höhle, deren Wand sie bald in einschichtiger, bald in mehrschichtiger Lage zusammensetzen. Einschichtig ist z. B. die Wand der Amphiblastula bei *Unio* (Fig. 26, 27), wo eine einzige colossale, erst später sich theilende Entodermzelle den Schlussstein eines Gewölbes von zahlreichen kleinen Exodermzellen bildet. Mehrschichtig ist dagegen die Wand der Amphiblastula bei den Amphibien und Cyclostomen, wo der animale Eipol nach oben, der vegetative nach unten gerichtet ist, und wo die Furchungshöhle (s) eine fast halbkugelige Form hat (Fig. 45, 46, 47 von *Petromyzon*, Fig. 51, 52 von *Bombinator*). Hier wird die halbkugelig gewölbte „Decke der Furchungshöhle“ von den kleineren Exodermzellen, der ebene „Boden“ derselben von den grösseren Entodermzellen in mehrfacher, oft vielfacher Schicht gebildet. Je nachdem eine grössere oder geringere Menge von Flüssigkeit sich im Inneren ansammelt, wird die Furchungshöhle grösser oder kleiner. In vielen Fällen ist sie von so geringer Ausdehnung, dass sie bisher übersehen worden ist, und nicht selten kommt sie gar nicht zur Erscheinung, indem die Furchungszellen bis nach beendigter Segmentation überhaupt nicht aus einander weichen. Solche Fälle sind durch abgekürzte Vererbung zu erklären. Die Amphimorula geht dann direct in die Amphigastrula über.

Die Amphigastrula, das fünfte Stadium der inaequalen Furchung, ist ebenso wie die Amphiblastula und die Amphimorula bei den verschiedenen amphiblastischen Eiern von sehr mannichfaltiger Beschaffenheit (Fig. 18, 19, 24, 28, 32, 47, 48, 53, 100, 101, 110). Diese inaequale oder amphiblastische Gastrula ist bald kugelig, bald ellipsoid; bald einaxig, bald kreuzaxig (und zwar dipleurisch); sie umschliesst einen primitiven Urdarm (*Protogaster*), welcher bald leer, bald theilweise oder selbst ganz mit Entodermzellen erfüllt ist. Am vegetativen Pole der primären Axe öffnet sich der Urdarm meistens durch eine Mündung nach aussen. Jedoch kann dieser Urmund (*Protostoma*) auch fehlen, wenn er durch einen „Dotterpfropf“ von Entoderm-Zellen verstopft

ist (Fig. 53). Die Furchungshöhle kann eine Zeitlang noch neben der Urdarmhöhle, mit der sie nicht communicirt, fortbestehen. In diesem Falle wird fortdauernd ein Theil ihrer Wand (die „Decke“) von Exoderm-Zellen, der andere Theil (der „Boden“) von Entoderm-Zellen gebildet (Fig. 47, 53).

Die Amphigastrula entsteht aus der Amphiblastula entweder durch Einstülpung (*Embole*, richtiger *Entobole*) oder durch Umwachsung (*Epibole*). Durch Einstülpung (Entobolie oder Invagination) bildet sich die Amphigastrula bei der inaequalen Furchung ganz ebenso, wie die Archigastrula bei der primordialen Furchung. Der Unterschied ist nur der, dass schon bei der Amphiblastula der Einstülpungspunkt am vegetiven Pole der Eiaxe durch die grösseren Zellen ausgesprochen ist, während dies bei der Archiblastula noch nicht der Fall ist. Die erstere steht der letzteren um so näher, je geringer die Grössen-Differenzen zwischen den beiderlei Furchungszellen sind. Werden diese Differenzen sehr bedeutend, und überwiegt das Volum der grossen vegetativen „Nahrungszellen“ ganz unverhältnissmässig das Volum der kleinen animalen „Bildungszellen“, so scheint bei der Gastrula-Bildung das peripherisch sich ausdehnende Exoderm die voluminöse Masse der „Dotterzellen“ zu umwachsen und der ganze Vorgang imponirt äusserlich als Umwachsung (Epibolie oder Circumcrescenz). In Wahrheit ist aber dieser Process nicht wesentlich von der „Einstülpung“ zu unterscheiden, vielmehr lässt er sich stets auf letztere zurückführen. Die *Amphigastrula circumcreta* der Amphibien und Cyclostomen, sowie mancher Schnecken, welche mittelst „Umwachsung der Dotterzellen durch die Keimzellen“ entsteht, und die *Amphigastrula invaginata* vieler Schnecken, Würmer und Zoophyten, welche durch „Einstülpung der Dotterzellenmasse in die Keimhöhle“ entsteht, sind wesentlich nicht verschieden. Ueberall ist der Process ursprünglich und wesentlich eine „Einstülpung“ oder Invagination; nur durch die unverhältnissmässige Grösse der Nahrungszellen wird diese Entobolie oft verdeckt und imponirt dann, äusserlich betrachtet, als „äussere Umwachsung“ oder Epibolie.

Am längsten bekannt und am genauesten untersucht ist die Amphigastrula der Amphibien, über welche schon vor 20 Jahren REMAK in seinen classischen „Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere“ höchst wichtige Aufschlüsse und neuerdings GOETTE in der Ontogenie der Unke die genauesten Darstellungen gegeben hat (Fig. 52, 53). Die „sichelförmige oder elliptische

RUSCONI'sche Höhle“ der Amphibien-Eier ist der Urdarm (a) und deren Oeffnung, „der RUSCONI'sche After“ (o), ist der Urmund der Gastrula der Amphibien. Dieser Urmund ist verstopft durch den „Dotterpfropf“. Wie REMAK (l. c. p. 141) erzählt, kam er schon 1850 „zu der Ansicht, welche nunmehr ausser Zweifel gesetzt ist, dass RUSCONI's elliptische Höhle die Nahrungshöhle sei, sich auf Kosten der BAER'schen Höhle (oder „Furchungshöhle“) vergrössert und durch eine Einstülpung von unten her sich bildet“. Aus verschiedenen anderen Aeusserungen REMAK's (z. B. p. 143, 183 u. s. w. l. c.) geht hervor, dass dieser geniale Forscher mit prophetischem Blicke schon damals „die Entstehung der Nahrungshöhle durch eine blind-sackige, von aussen nach innen vordringende Einstülpung“ für höchst wichtig und weit verbreitet hielt, und der Gastrula-Erkennntniss sehr nahe war.

Bei den Amphibien und Cyclostomen, wie bei vielen Mollusken und Würmern, bleibt die „BAER'sche Furchungshöhle“ (Fig. 28, 47, 53 s) neben der „primitiven Nahrungshöhle“ (Fig. 28, 47, 53 a) noch lange bestehen, bis sie durch die letztere ganz verdrängt wird. Eigentlich ist mit dieser Verdrängung erst die reine Gastrula-Bildung vollendet (Fig. 48). Allein in Folge sehr verbreiteter cenogenetischer Processe, namentlich beträchtlicher Heterochronien, tritt häufig schon eine weitere Differenzirung in dem rascheren Exoderm ein, bevor die Furchungshöhle durch das trägere Entoderm ausgefüllt wird.

Wichtiger als dieses Verhältniss ist der cenogenetische Umstand, dass der Urdarm hier bei den Amphibien und Cyclostomen sogleich excentrisch (nämlich concav gegen die Eiaxe gekrümmt) angelegt wird, und somit schon eine Differenzirung der beiden secundären Richtaxen (Sagittal-Axe und Dorsoventral-Axe) gegeben ist, welche der Gastrula von vornherein den dipleuren (oder bilateral-symmetrischen) Typus aufdrückt. Hingegen bleibt bei vielen Mollusken und Würmern insofern das palingenetische Verhältniss erhalten, als der gerade Urdarm central eingestülpt wird, seine Axe mit der Eiaxe zusammenfällt, und somit die Amphigastrula (gleich der Archigastrula) anfangs einaxig ist und erst durch spätere Differenzirung dipleurisch wird.

Ein anderer wichtiger Unterschied betrifft das Verhalten der Entodermzellen zur Darmbildung. Es wird nämlich bei einer Abtheilung der amphiblastischen Eier das gesamte Entoderm zur Bildung der Darmwand selbst verwendet, während bei

einer anderen (wohl viel grösseren) Abtheilung derselben nur ein Theil des Entoderms zur Bildung der Darmwand („Darmdrüsenzellen“) direct verwendet wird, ein anderer Theil nur indirect benutzt, nämlich von den ersteren aufgezehrt und als „Dotterzellen“ verbraucht wird. Hierin verhalten sich aber wiederum die amphiblastischen Eier zweifach verschieden, indem die „Proviantzellen“ bald nach innen, bald nach aussen von den Darmdrüsenzellen liegen, welche in der Bildung der Darmwand aufgehen.

Im ersteren Falle liegen die Proviantzellen in der Urdarmhöhle, welche sie oft ganz ausfüllen, und werden von den ringsum die Darmwand bildenden äusseren Entodermzellen aufgezehrt (z. B. *Euaxes*, *Purpura*). Im letzteren Falle hingegen liegen die Proviantzellen in der Furchungshöhle, welche sie bald theilweise, bald ganz ausfüllen, und werden durch die äussere Fläche der innen anliegenden Darmdrüsenzellen resorbirt (so bei vielen Würmern, Mollusken und bei den meisten (?) amphiblastischen Arthropoden).

Sehr verschieden ist ferner das Verhältniss der Zellenschichtung in den beiden primären Keimblättern der Amphigastrula. Bei den älteren und ursprünglicheren Formen derselben, welche sich am nächsten an die Archigastrula anschliessen, besteht sowohl Exoderm als Entoderm (gleichwie bei der letzteren) nur aus einer einzigen Zellenschicht (z. B. *Unio* Fig. 28, *Fabricia* Fig. 100). Häufiger besteht schon von Anfang der Gastrulabildung an jedes der beiden primären Keimblätter (oder auch nur eins von beiden) aus zwei, drei oder mehreren Zellenschichten (z. B. *Petromyzon* Fig. 47, *Bombinator* Fig. 53, *Trochus* Fig. 110).

Wie weit alle diese verschiedenen Modificationen der Amphigastrula bei den verschiedenen Metazoen-Gruppen verbreitet sind, lässt sich heute noch nicht ermessen, da die bezüglichen Beobachtungen (hauptsächlich wegen der Undurchsichtigkeit der grossen dunkeln Proviantzellen) schwierig und in den meisten Arbeiten nicht hinreichend klar dargestellt sind. Dasselbe gilt auch von der sehr wichtigen Frage, wie sich hier der primäre Urdarm (*Protogaster*) zum secundären Nachdarm (*Metagaster*), sowie die Oeffnung des ersteren (der Rusconi'sche After) zum bleibenden After verhält. Wir kommen später hierauf zurück.

Als besondere Modification der inaequalen Furchung dürfte wohl diejenige der Säugethiere und mancher Würmer zu betrachten sein. Auf die eigenthümliche Segmentation der Säugethiere, welche ich in der Anthropogenie (S. 166) als pseudototale unterschieden habe, werde ich nachher (bei specieller Besprechung

der Gastrula der Wirbelthiere) näher eingehen. Diejenige Form, die ich ebendasselbst als seriale Furchung bezeichnet habe, und die sich im Beginne durch die Vermehrung der Furchungszellen in arithmetischer Progression auszeichnet (so z. B. bei vielen Räderthieren und anderen Würmern) ist durch unmittelbare Zwischenformen mit der gewöhnlichen (in geometrischer Progression beginnenden) inaequalen Furchung verknüpft. Ausdrücklich muss endlich nochmals hervorgehoben werden, dass die inaequale Furchung mit allen drei übrigen Hauptformen der Eifurchung durch vermittelnde Zwischenformen verbunden ist; so zwar, dass sie gegenüber der primordiales als spätere, gegenüber der discoidalen und superficialen Segmentation als frühere Furchungsform erscheint. Die Amphigastrula ist daher einerseits mit der Archigastrula, andererseits mit der Discogastrula und Perigastrula durch eine Reihe von Uebergangsformen eng verknüpft.

III. Die discoidale Furchung und die Discogastrula (Taf. IV, V).

Wie man die beiden vorstehend untersuchten Formen der Eifurchung, die primordiales und inaequale, trotz ihrer bedeutenden Verschiedenheit bisher allgemein als totale Segmentation zusammenfasste, so hat man auch die nunmehr folgenden beiden Formen der discoidalen und superficialen Furchung stets unter dem Begriffe der partiellen Furchung vereinigt. Die letzteren beiden sind aber nicht weniger von einander verschieden, als die ersteren beiden. Gemeinsame Eigenthümlichkeit der discoidalen und superficialen Furchung ist die Ausbildung eines selbständigen grossen „Nahrungsdotters“, der mehr oder minder scharf gesondert von dem „eigentlichen Keime“ oder Bildungsdotter sich absetzt. Bei der primordiales und inaequalen Furchung soll nach der herrschenden Ansicht dieser Gegensatz noch fehlen. Indessen gilt das eigentlich nur für die primordiales Furchung. Bei der inaequalen Furchung ist, wie wir gesehen haben, derselbe vielmehr ebenfalls vorhanden; nur ist die Sonderung des Bildungs- und Nahrungs-Dotters nicht so vollständig. Bei vielen amphiblastischen Eiern, sondern sich bereits von den Darmdrüsenzellen der Darmwand andere Entodermzellen ab, welche die beginnende Bildung eines selbständigen Nahrungsdotters einleiten. Auch sind zwischen jenen Formen der Amphigastrula, welche eine sehr ansehnliche Masse von Proviantzellen besitzen und jenen Formen der Discogastrula,

bei denen der Nahrungsdotter noch relativ klein ist, so zahlreiche Zwischenstufen zu finden, dass eine scharfe Grenze gar nicht zu ziehen ist.

Die discoidale Furchung spielt die grösste Rolle im Stamme der Wirbelthiere, wo sie sich bei den meisten echten Fischen, insbesondere allen (?) Selachieren und Teleostiern findet, ferner bei sämtlichen Reptilien und Vögeln, und wahrscheinlich auch bei den niederen Säugethiern, den Monotremen und Didelphien (?). Ausserdem finden wir sie im Stamme der Mollusken bei den Cephalopoden; auch die eigenthümliche Furchung einer Anzahl von höheren Arthropoden, welche nicht die vorherrschende superficiale Furchung dieser Gruppe theilen, ist als discoidale aufzufassen (z. B. unter den Crustaceen bei vielen Copepoden und Isopoden, unter den Tracheaten beim Scorpion, einigen Spinnen und einer Anzahl von Insecten).

Bei allen Eiern, welche der discoidalen Furchung unterliegen und demgemäss eine Discogastrula ausbilden, sehen wir den Gegensatz zwischen „Bildungsdotter“ und „Nahrungsdotter“ schon sehr frühzeitig während der Ausbildung des Eies im Eierstock sich entwickeln. Das reife unbefruchtete Ei zeigt uns stets eine voluminöse Masse von Nahrungsdotter (*Deutoplasma*) und auf dieser aufliegend eine verhältnissmässig geringe Menge von Bildungsdotter, das eigentliche *Protoplasma* der Eizelle, welches deren Kern, das Keimbläschen, umschliesst. Die genauere Untersuchung lehrt jedoch, dass ursprünglich stets eine dünne Schicht des Protoplasma die gesamte Masse des voluminösen Deutoplasma überzieht, so dass das Ei trotz seiner ausserordentlichen Grösse doch den morphologischen Werth einer einzigen Zelle behält. Mag der Nahrungsdotter der discoblastischen Eier noch so mächtig sein und mag derselbe noch so viele verschiedene Formbestandtheile (Dotterplättchen, Fettkugeln u. s. w.) einschliessen, so wird dadurch die einzellige Natur der ganzen grossen Zelle doch nicht aufgehoben, so wenig als der einzellige Charakter der Infusorien dadurch vernichtet wird, dass sie andere einzellige Organismen oder Bestandtheile von solchen gefressen haben. An demjenigen discoblastischen Objecte, welches am häufigsten und genauesten untersucht wurde und trotzdem die meisten Irrthümer und Missverständnisse hervorgerufen hat, am Vogel-Ei hat schon GEGENBAUR¹⁾

1) GEGENBAUR, Ueber den Bau und die Entwicklung der Wirbelthier-Eier mit partieller Dotterfurchung (Archiv für Anat. Phys. 1861, S. 491). Die An-

(1861) die Einzelligkeit klar dargethan; EDOUARD VAN BENEDEN und H. LUDWIG (in den citirten Preis-Arbeiten) haben dieselbe noch ausführlicher begründet.

Die noch gegenwärtig herrschende irrthümliche Auffassung der discoblastischen Eier und ihrer discoidalen Furchung beruht offenbar wesentlich darauf, dass der gewaltige Nahrungsdotter theils wegen seiner unverhältnissmässigen Grösse, theils wegen seiner eigenthümlichen Zusammensetzung den meisten Beobachtern nicht als das erschien, was er wirklich ist: nämlich ein untergeordneter secundärer Bestandtheil der Eizelle; — sondern vielmehr als ein dem „Bildungsdotter oder Keime“ coordinirter oder gar superordinirter Körper; ja viele ältere Beobachter, stets von der grossen gelben Dotterkugel des Hühner-Eies mit ihren verschiedenartigen Form-Bestandtheilen ausgehend, hielten denselben für das Wichtigste am ganzen Ei. In der That aber ist der ganze grosse Nahrungsdotter mit allen seinen Einschlüssen doch nur ein Inhalts-Bestandtheil (ein passives „inneres Protoplasma-Product“) der Eizelle, und bei der Furchung, wie bei der Gastrulabildung spielt er zwar eine wichtige physiologische, aber nur eine ganz untergeordnete morphologische Rolle. Wenn man die zahlreichen Modificationen der amphiblastischen Eier vergleichend betrachtet, welche sich einerseits an die archiblastischen, anderseits an die discoblastischen Eier unmittelbar anschliessen, so erhält man eine ununterbrochene Stufenleiter von zusammenhängenden Formen und wird dann kein Bedenken mehr tragen, auch die grössten discoblastischen Eier mit ihrem „colossalen Nahrungsdotter“ als einfache Zellen, homolog der ursprünglichsten und einfachsten Formen der Eizellen, aufzufassen.

Wie wir diese einheitliche Auffassung durch das vergleichende Studium des unbefruchteten discoblastischen Eies gewinnen, so werden wir sie selbstverständlich auch auf das befruchtete Ei übertragen müssen. Wie bei den archiblastischen und amphiblastischen, so scheint auch bei den discoblastischen Eiern (nach den übereinstimmenden Angaben der meisten Beobachter) zunächst nach erfolgter Befruchtung das Keimbläschen zu verschwinden und demnach das Ei auf das kernlose Cytoden-Stadium zurückzuschlagen, welches als Recapitulation des phylogenetischen Moneren-Stadiums

griffe von KLEBS und Anderen, welche GEGENBAUR's naturgemässe Auffassung zu widerlegen suchten, haben dieselbe nicht im Mindesten zu erschüttern vermocht.

zu deuten ist. Wir würden dem entsprechend diese Ausgangsform der discoblastischen Keimung, mit welcher der neuerzeugte Organismus seine individuelle Existenz beginnt, als *Discomonerula* zu bezeichnen haben. Diese specielle Cytoden-Form unterscheidet sich von den Monerula-Formen der übrigen Eier dadurch, dass am einen (animalen) Pole der einaxigen Cytode eine relativ geringe Menge von Bildungsdotter auf dem unverhältnissmässig grossen Nahrungsdotter aufliegt; beide mehr oder minder scharf gesondert.

Auch die *Discocytula*, die „erste Furchungszelle“ der discoblastischen Eier ist durch diese monaxonie Grundform und durch die einseitige Anhäufung des „Bildungsdotters“ am animalen Pole der Eiaxe ausgezeichnet. Die *Discocytula* unterscheidet sich von der *Discomonerula* wesentlich nur durch den neugebildeten Kern, welcher ihr wieder den Zellencharakter verleiht. Dieser Kern ist der Stammvater sämmtlicher Kerne der „Furchungskugeln“ und somit auch der aus ihnen hervorgehenden Kerne der Keimblätterzellen.

Ueber den discoidalen Furchungsprocess dieser *Discocytula*, sowie über die daraus hervorgehende *Discogastrula* lauten die zahlreichen Angaben der verschiedenen Beobachter nur in den ersten Stadien übereinstimmend, in den späteren Stadien dagegen sehr abweichend. Meine eigene Auffassung desselben stimmt im Wesentlichen mit derjenigen überein, welche in neuester Zeit GOETTE und RAUBER über die discoidale Furchung und Gastrulation des Hühnchens gegeben haben (S. unten). Ich stütze mich dabei vor allen auf meine eigenen Beobachtungen über discoblastische Fisch-Eier, welche ich kürzlich auf Corsica angestellt habe. Unter den verschiedenen Teleostier-Eiern, welche wir während unseres Aufenthaltes in Ajaccio erhielten, waren von besonderem Interesse einige vollkommen durchsichtige pelagische Laich-Arten, welche wir mit dem feinen MÜLLER'schen Netze von der Oberfläche des Meeres fischten. Jedoch war nur eine von diesen Laich-Arten so häufig, dass ich sie genauer untersuchen konnte. Dieser Laich bildet kleine weiche Gallertklumpen, in welche zahlreiche, kleine, vollkommen durchsichtige Eier eingebettet sind. Leider gelang es nicht, die daraus hervorgehenden, ganz durchsichtigen Fischchen so lange zu züchten, dass sich mit Sicherheit Genus und Species, oder auch nur die Familie hätte bestimmen lassen. Ich vermuthe jedoch, dass dieselben entweder Lota oder einem Lota verwandten Gadoiden (*Motella*?) angehören, angesichts der auf unsere Eier passenden Schilderung, welche RETZIUS von den ähnlichen Eiern

des *Gadus lota* gegeben hat¹⁾. Ich werde daher dieselben in Folgendem kurz als Gadoiden-Eier bezeichnen, jedoch mit dem ausdrücklichen Vorbehalt, dass diese Vermuthung nicht vollständig begründet ist. Uebrigens finden sich diese und ähnliche pelagische Teleostier-Eier, deren Entwicklung meines Wissens bisher noch nicht untersucht ist, und welche ein ganz vorzügliches Object für viele wichtige Fragen in der Ontogenie der discoblastischen Eier bilden, auch an anderen Orten des Mittelmeeres nicht selten vor. Ich kenne dieselben seit dem Jahre 1856, wo ich sie zuerst in Nizza beobachtete und habe sie seitdem gelegentlich meiner Untersuchungen über Radiolarien und andere pelagische Thiere auch in Messina und in Gibraltar wiederholt gesehen, ohne sie jedoch näher zu untersuchen.

Die fraglichen, vorläufig als Gadoiden-Eier zu bezeichnenden, pelagischen Teleostier-Eier sind vollkommen farblose und durchsichtige Kugeln von 0,64—0,66 Mm. Durchmesser (auf Taf. IV sind sie 60 Mal vergrössert). Das jüngste von mir gesehene Stadium zeigt die befruchtete Eizelle bereits in 4 Furchungszellen zerfallen (Fig. 55, 56). Die äussere Eihaut ist vollkommen homogen und structurlos, sehr dünn, aber fest und elastisch. Den grössten Theil des Innenraums erfüllt der Nahrungsdotter, welcher aus zwei völlig getrennten Theilen besteht, einer grossen wasserhellen Eiweisskugel und einer kleinen glänzenden Fettkugel. Da die Fettkugel der specifisch-leichteste Theil des Eies ist, so ist sie an dem schwimmenden Ei stets nach oben gekehrt, während der kleine, am entgegengesetzten Pole der Eiaxe befindliche „Bildungsdotter“ nach unten gekehrt ist. In den Abbildungen auf Taf. IV und V habe ich das Ei jedoch umgekehrt dargestellt (den Bildungsdotter nach oben, die Oelkugel nach unten gerichtet), um die Homologie mit den übrigen, auf Taf. VI und VII dargestellten Eiern nicht zu stören. Die Eiweisskugel des Nahrungsdotters, welcher mit gelber Farbe gedruckt ist, besitzt an beiden Polen der Eiaxe eine kleine, grubenförmige Vertiefung. In der seichteren Grube am animalen Pole (welcher in den Figuren 55—76 aufwärts, in natürlicher Lage abwärts gekehrt ist), liegt der Bildungsdotter; hingegen ist die tiefere, fast kugelige Grube der Eiweisskugel am entgegengesetzten vegetativen Pole der Eiaxe, von der stark lichtbrechenden Oelkugel ausgefüllt. Die Oelkugel ist nicht vollständig

1) RETZIUS, Ueber den grossen Fetttropfen in den Eiern der Fische. MÜLLER'S Archiv f. Anat. Phys. 1855, S. 34.

von der Eiweisskugel eingeschlossen, sondern berührt mit dem obersten Drittel ihrer Peripherie die äussere Eihaut. Beide Bestandtheile des Nahrungsdotters, sowohl die Eiweisskugel, als die Fettkugel, sind völlig homogen, durchsichtig und structurlos. Von dieser wichtigen Thatsache, dass der gesammte Nahrungsdotter durchaus keine geformten Bestandtheile einschliesst, auch keinerlei Unterschied von „centraler Dottermasse und Rindensubstanz“ zeigt, davon kann man sich sowohl an den frischen Eiern als auch durch Behandlung der conservirten Eier mit den verschiedensten Reagentien bestimmt überzeugen. Am frischen Ei erscheint der ganze Nahrungsdotter so klar und homogen wie ein Wassertropfen oder wie eine Glasperle. Sticht man das Ei an oder zerdrückt dasselbe, so tritt der kugelige Eiweisstropfen als zähflüssige homogene Masse heraus und trennt sich von der Oelkugel. Gegen Reagentien verhält sich diese ganze homogene Eiweisskugel wie gewöhnliches Eiweiss aus dem Vogel-Ei, und gerinnt namentlich auf Einwirkung aller Substanzen, welche letzteres zur Gerinnung bringen. Die geronnene Masse erscheint bei starker Vergrösserung fein granulirt, von äusserst feinen und kleinen dunkeln Pünktchen durchsetzt. Von „Dotterplättchen, Dotterkugeln, Dotterzellen, Dotterkernen“ und wie sonst die geformten Inhaltsbestandtheile bei anderen Fisch-Eiern genannt werden, ist, — ich wiederhole es ausdrücklich — keine Spur zu finden. Ebenso vollkommen homogen und structurlos ist auch die am vegetativen Pole befindliche Oelkugel, ein Fetttropfen von 0,16—0,17 Mm. Durchmesser (also ungefähr $\frac{1}{4}$ des Dotter-Durchmessers). Dass auch diese Oelkugel keinerlei geformte Einschlüsse besitzt, lässt sich ebenso leicht und sicher feststellen. Während also bei den meisten übrigen Fischen, wie bei Vögeln und Reptilien, die beiderlei wichtigsten Bestandtheile des Nahrungs-Dotters, Eiweisskörper und Fettkörper, in Form einer gröberen oder feineren Emulsion mit einander gemengt sind, sehen wir sie hier völlig getrennt neben einander liegen. Im weiteren Verlaufe der Keimung wird die Eiweisskugel allmählig aufgezehrt, während die Fettkugel lange Zeit unverändert bleibt und erst spät verschwindet.

Die falsche Parablasten-Theorie von His und alle ähnlichen Theorien, wonach bei den discoblastischen Wirbelthier-Eiern aus dem separaten Nahrungsdotter gewebebildende Embryonalzellen unabhängig von den beiden primären Keimblättern und in morphologischem Gegensatze zu diesen entstehen sollen, werden demnach durch unsere Teleostier-Eier bündig widerlegt. Denn da

sich hier innerhalb der äusseren Eihülle neben ein wenig klarer Flüssigkeit nur die beiden structurlosen Bestandtheile des Nahrungsdotters finden, die grosse Eiweisskugel und die kleine Fettkugel, ganz getrennt von den Furchungszellen des Bildungsdotters, so können nur die Furchungszellen einzig und allein die Grundlage des entstehenden Fischkörpers bilden. Die Eiweisskugel ebenso wie die Fettkugel erzeugen durchaus keinerlei embryonale Zellen, sondern werden einfach als Nahrungsmaterial von dem Embryo verbraucht und von dem sich bildenden Darms umwachsen, in welchem wir später ihre letzten Reste finden (Fig. 80).

Auf das jüngste, von mir gesehene Stadium (welches vier gleiche Furchungskugeln zeigt) folgt ein Stadium mit 8, dann eins mit 16 Zellen (Fig. 57, 58) mit 32, 64 Zellen u. s. w. Die zuerst auftretenden Furchungsebenen sind Meridian-Ebenen und anfangs liegen daher alle Furchungszellen in einer einzigen Schicht. Aber schon in dem Furchungsstadium mit 16 Zellen (Fig. 57, 58) tritt eine horizontale Furchungsebene auf, welche die Zellen in zwei Schichten ordnet, und dann folgen, wechselnd mit neuen Meridianfurchen, noch mehrere Furchungsebenen parallel dem Aequator (und also senkrecht auf jenen Meridian-Ebenen) und nunmehr liegen die Furchungszellen in mehreren Schichten über einander. Nach vollendeter Furchung stellt unser Fisch-Keim eine kreisrunde linsenförmige Scheibe dar, die Keimscheibe (*Discus blastodermicus* oder kurz *Blastodiscus*; Fig. 59, 60). Diese Scheibe besteht aus lauter gleichartigen Furchungszellen, welche noch durchaus keine morphologischen Unterschiede darbieten und am Rande der Keimscheibe in einfacher, in der Mitte in mehrfacher (drei- bis vierfacher) Schicht über einander liegen (Fig. 73, im Meridian-durchschnitt). Alle Zellen zeigen einen hellen kugeligen Kern (ungefähr von ein Drittel des Zellendurchmessers), mit einem dunkeln, sehr kleinen Kernkörperchen; in dem ziemlich klaren Protoplasma sind wenige, sehr kleine Körnchen vertheilt. Die linsenförmige Keimscheibe liegt am animalen Pol oder Bildungspol der Dotterkugel in einer seichten Depression ihrer Oberfläche, ohne dass zwischen beiden ein Zwischenraum existirte. Dieses Stadium entspricht offenbar der Archimorula der archiblastischen Eier und ist demnach als Discomorula zu bezeichnen.

Nunmehr tritt in der linsenförmigen Keimscheibe eine Verschiebung der constituirenden Zellen (wahrscheinlich mit gleichzeitiger Vermehrung derselben) auf, welche sich (wenigstens äus-

serlich betrachtet) kurz als centrifugale Wanderung bezeichnen lässt. Im Centrum wird die Scheibe verdünnt, am Rande umgekehrt verdickt. Während die linsenförmige Keimscheibe vorher in der Mitte 2—3 Mal so dick war, als in der Nähe des scharfen Randes, ist dieselbe nunmehr umgekehrt in der Nähe des wulstförmig verdickten Randes 2—3 Mal so dick als im Centrum (Fig. 61, 62). Zugleich hebt sich letzteres von der darunter liegenden Dotterkugel ab und es entsteht nunmehr zwischen beiden eine kleine, mit klarer Flüssigkeit erfüllte Höhle (Fig. 74). Diese Höhle, welche im Meridianschnitt (Fig. 62) halbmondförmig erscheint, ist die „Furchungshöhle oder BAER'sche Höhle“ (= Keimhöhle oder *Blastocoeloma*). Ihr flach gewölbter Boden wird vom Nahrungsdotter, ihre stark gewölbte Decke vom Blastoderma gebildet. Der Keim entspricht jetzt dem Stadium der amphiblastischen Eier, das wir Amphiblastula nannten und ist demgemäss als *Discoblastula* zu bezeichnen.

Jetzt folgt der höchst wichtige und interessante Vorgang, den ich als Einstülpung der Blastula auffasse und der zur Bildung der Gastrula führt (Fig. 63, 64). Es schlägt sich nämlich der verdickte Saum der Keimscheibe, der „Randwulst“ oder das *Properistom*, nach innen um und eine dünne Zellschicht wächst als directe Fortsetzung desselben, wie ein immer enger werdendes Diaphragma, in die Keimhöhle hinein. Diese Zellschicht ist das entstehende Entoderm (Fig. 64 i, 74 i). Die Zellen, welche dieselbe zusammensetzen und aus dem innern Theile des Randwulstes hervorwachsen, sind viel grösser aber flacher als die Zellen der Keimhöhlendecke und zeigen ein dunkleres grobkörniges Protoplasma. Auf dem Boden der Keimhöhle, d. h. also auf der Eiweisskugel des Nahrungsdotters, liegen sie unmittelbar auf und rücken hier durch centripetale Wanderung gegen dessen Mitte vor, bis sie dieselbe zuletzt erreichen und nunmehr eine zusammenhängende einschichtige Zellenlage auf dem ganzen Keimhöhlenboden bilden. Diese ist die erste vollständige Anlage des Darmblatts, Entoderms oder „Hypoblasts“, und von nun an können wir, im Gegensatz dazu den gesammten übrigen Theil des Blastoderms, nämlich die mehrschichtige Wand der Keimhöhlendecke als Hautblatt, Exoderm oder „Epiblast“ bezeichnen. Der verdickte Randwulst (Fig. 64 w, 74 w), in welchem beide primäre Keimblätter in einander übergehen, besteht in seinem oberen und äusseren Theile aus Exodermzellen, in seinem unteren und inneren Theile aus Entodermzellen.

In diesem Stadium entspricht unser Fischkeim einer Amphiblastula, welche mitten in der Invagination begriffen ist, und bei welcher die entstehende Urdarmhöhle eine grosse Dotterkugel aufgenommen hat. Die Invagination wird nunmehr dadurch vervollständigt und die Gastrulabildung dadurch abgeschlossen, dass die Keimhöhle verschwindet. Das wachsende Entoderm, dem die Dotterkugel innig anhängt, wölbt sich in die letztere hinein und nähert sich so dem Exoderm. Die klare Flüssigkeit in der Keimhöhle wird resorbirt und schliesslich legt sich die obere convexe Fläche des Entoderms an die untere concave des Exoderms eng an: die Gastrula des discoblastischen Eies oder die „Discogastrula“ ist fertig (Fig. 65, 76; Meridiandurchschnitt Fig. 66, 75).

Die Discogastrula unsers Knochenfisches in diesem Stadium der vollen Ausbildung stellt nunmehr eine kreisrunde Kappe dar, welche wie ein gefüttertes Mützchen fast die ganze obere Hemisphäre der hyalinen Dotterkugel eng anliegend bedeckt (Fig. 65). Der Ueberzug des Mützchens entspricht dem Exoderm (*e*) sein Futter dem Entoderm (*i*). Ersteres besteht aus drei Schichten von kleineren Zellen, letzteres aus einer einzigen Schicht von grösseren Zellen. Die Exodermzellen (Fig. 77) messen 0,006—0,009 Mm., und haben ein klares, sehr feinkörniges Protoplasma. Die Entodermzellen (Fig. 78) messen 0,02—0,03 Mm. und ihr Protoplasma ist mehr grobkörnig und trüber. Letztere bilden auch den grössten Theil des Randwulstes, den wir nunmehr als Urmundrand der Gastrula, als „*Properistoma*“ oder auch als „Rusconi'schen After“ bezeichnen können. Der letztere umfasst die Dotterkugel, welche die ganze Urdarmhöhle ausfüllt und weit aus der dadurch verstopften Urmund-Oeffnung vorragt.

Es liegt nicht im Bereiche unserer Aufgabe, die Keimentwicklung unsers Knochenfisches hier noch weiter zu verfolgen und ich will nur bei dieser Gelegenheit noch auf ein paar Eigenthümlichkeiten aufmerksam machen, durch welche sich derselbe vor den bisher beschriebenen Teleostier-Embryonen auszeichnet (Fig. 67—72, Fig. 80). Wie bei den letzteren, erfolgt auch hier die erste Anlage der dorsalen Axentheile, oder die Bildung des sogenannten „Primitivstreifs“, durch welche der einaxige Keimkörper kreuzaxig (und zwar dipleurisch oder bilateral-symmetrisch) wird, nicht in der ganzen Länge der Hauptaxe, sondern am einen Pole derselben. Hier entsteht zuerst die Anlage des Kopfes, dessen beide Seitenhälften (Antimeren) als zwei parallele längliche Wülste auftreten, durch eine dunkle gerade Linie getrennt (Fig. 67). Wäh-

rend aber bei den bisher beschriebenen Keimen von Knochenfischen die erste Anlage dieser „Axenplatte“ entweder schon am Blastodiscus vor der vollen Ausbildung der Discogastrula bemerkbar wird oder doch durch eine bedeutende Verdickung des Keimwulstes an dieser Seite der Keimscheibe sich bemerkbar macht, sehen wir bei unserem Gadoiden-Ei zunächst eine reguläre einaxige Gastrula entstehen (Fig. 65, 76). Erst nachdem diese Discogastrula ausgebildet ist, entsteht an einer Seite ihres Urmundrandes durch lebhaftes Zellen-Vermehrung die Verdickung, von welcher die erste Anlage des „Embryonalschildes“ oder der „Axenplatte“ ausgeht (senkrecht auf der Peripherie des Mundrandes, also in einem Meridian der Gastrula) (Fig. 67).

Die Discogastrula umwächst nunmehr die Dotterkugel, welche ihre Urdarmhöhle ausfüllt und aus ihrem Urmund frei vorragt, vollständig (Fig. 67—71). Wenn das Properistom den Aequator erreicht, hat die Urmundöffnung ihre grösste Weite erlangt und verengt sich wiederum, nachdem der Keimwulst den Aequator überschritten hat (Fig. 69). Immer mehr nähert sich der kreisförmige dicke Rand des Urmundes dem vegetativen Pole der Eiaxe, an welchem die Oelkugel des Nahrungs-Dotters liegt, und wächst schliesslich über letzterem zusammen (Fig. 71). In der Nähe des Punktes, wo der Verschluss des Urmundes (oder des „Rusconi'schen Afters“) erfolgt, bildet sich später die bleibende After-Oeffnung.

Gleichzeitig mit dieser „Umwachsung“ der Dotterkugel durch die Discogastrula treten in den dorsalen Axentheilen weitere Differenzirungen auf. Das Markrohr erweitert sich vorn zum Gehirn, aus dem frühzeitig die beiden grossen Augenblasen vorwachsen (Fig. 69, 70). Beiderseits der Chorda differenziren sich die Urtirbel-Stränge (Fig. 71, 72) und zwischen ihnen tritt unterhalb des Rückenmarks die Chorda deutlich hervor. Später erscheinen die ersten Anlagen der Nase (Fig. 80 *n*) und des Gehörorgans (Fig. 80 *g*). In dem Raume zwischen Gehörorgan, Auge und Nahrungsdotter macht sich die erste Anlage des Herzens bemerkbar (*z*). Weiter davor bildet sich in der äusseren Haut die Mundgrube, welche später sich vertieft, die Rachenhaut durchbricht, und so mit dem blinden vorderen Ende des (noch vom Reste des Nahrungsdotters erfüllten) Urdarms in offene Verbindung tritt.

Besonders beachtenswerth ist die erste Anlage des Mesoderms, die ich leider nicht genau genug verfolgen, konnte um so mehr aber künftigen Beobachtern empfehlen möchte. Dieselbe scheint nämlich vom Properistom (vom verdickten Rande des

RUSCONI'schen Afters oder des Urmundes der Discogastrula) und zwar unmittelbar von der Kopfanlage aus in einer doppelten Weise zu erfolgen: erstens durch Abspaltung (Delamination) der bilateral-symmetrisch auftretenden Urwirbelstränge vom Exoderm (Anlage des Hautfaserblattes); und zweitens durch Abspaltung einer tieferen Zellschicht vom Entoderm (Anlage des Darmfaserblattes). Die letztere besteht aus sehr beweglichen amöbenartigen Wanderzellen (Fig. 79), welche durch die Lücken zwischen den Zellen des Darmdrüsenblattes (Fig. 78) hindurchwandern und sich theils auf der Oberfläche des Nahrungsdotters, theils im Embryo-Körper selbst ausbreiten. Diese amöboiden Wanderzellen des Darmfaserblattes (Fig. 79) verwandeln sich theils in Blutzellen, theils in Bindegewebszellen und Pigmentzellen. Da sie auf der Oberfläche des Dotters sich zerstreuen (und bei anderen Fischen sogar im Innern desselben umherkriechen und Proviant sammeln) sind sie wahrscheinlich in vielen Fällen für freie Producte des Nahrungsdotters selbst gehalten worden. Viele Angaben verschiedener Autoren über „Zellen, welche durch freie Zellbildung im Dotter, unabhängig von den primären Keimblättern, entstanden“ sein sollen, dürften sich durch solche wandernde Entoderm-Zellen erklären. Die Gesamtheit dieser amöboiden Wanderzellen und der unmittelbar über dem einschichtigen Darmdrüsenblatt liegenden bleibenden (abgespaltenen) Zellschicht, welche später die Muskelwand des Darmrohres bildet, fasse ich als Darmfaserblatt auf. Dasselbe scheint in der gesammten Peripherie der Discogastrula gleichzeitig angelegt zu werden (nicht dipleurisch!), während die erste Anlage des Hautfaserblattes (resp. der Urwirbelplatten) beiderseits der Chorda von Anfang an jene auffallende Dipleurie (oder bilaterale Symmetrie) zeigt, welche zuerst CARL RABL in ihrer hohen Bedeutung für alle Bilaterien erkannt hat¹⁾.

Die discoidale Furchung, wie ich sie hier vom Gadoiden-Ei beschreibe, verläuft am Bildungsdotter ohne jede Betheiligung des Nahrungsdotters; dieser verhält sich völlig passiv und wird lediglich als Nahrungsmaterial von dem sich bildenden Embryo verzehrt. Er wird zusehends kleiner in dem Maasse als der letztere grösser wird. Im Mitteldarme des reiferen Embryo, sowie des jungen, aus dem Ei ausgeschlüpften Fischchens (Fig. 80), finden

1) CARL RABL, Die Ontogenie der Süsswasser-Pulmonaten. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1875. IX. Bd. S. 202, 236.

wir noch den Rest des Nahrungsdotters, und zwar seine beiden Bestandtheile: die grössere Eiweisskugel (*d*) und die kleinere Fettkugel (*f*). Letztere füllt jetzt den hintersten Theil der Darmhöhle aus und liegt nahe dem bleibenden After (Fig. 80 *y*). Es kann demnach kein Zweifel bestehen, dass in diesem Falle die Discogastrula und der aus den beiden primären Keimblättern derselben hervorgehende ganze Fisch-Körper einzig und allein aus den Zellen sich aufbauen, welche durch Furchung des Bildungsdotters entstehen.

Anders scheinen sich viele andere discoblastische Eier zu verhalten, bei denen die Trennung des Bildungsdotters vom Nahrungsdotter nicht so vollständig ist, wie bei unseren Teleostier-Eiern, und welche sich demnach näher an die amphiblastischen Eier anschliessen. Hier nimmt noch ein Theil des Nahrungsdotters, und zwar derjenige, welcher zunächst am Bildungsdotter anliegt, an der Furchung Theil und liefert Zellen, welche theils als „Dotterzellen“, (gleich dem ungefurchten Nahrungsdotter) verzehrt werden, theils in Blutzellen und Bindegewebs-Zellen überzugehen scheinen. Da wir vom phylogenetischen Gesichtspunkte aus den gesamten Nahrungsdotter überhaupt als Entoderm-Product auffassen, so müssen wir auch jene Dotterzellen als Zellen des Entoderms oder des Darmblattes in weiterem Sinne betrachten. Mit Rücksicht auf ihre spätere Verwendung werden sie theils als Darmdrüsen - theils als Darmfaser-Zellen zu betrachten sein.

Bei den discoblastischen Vogel-Eiern hat zuerst GOETTE¹⁾ nachgewiesen, dass die Furchung sich nicht bloss, wie man bisher annahm, auf den Bildungsdotter beschränkt, sondern dass auch noch ein kleiner Theil des Nahrungsdotters derselben unterliegt und dadurch in „Dotterzellen“ zerlegt wird, welche „theils zur Blutbildung, theils zur Ernährung des entwickelten Embryo verbraucht werden“ (l. c. p. 195). Sodann hat kürzlich BALFOUR²⁾ bei Hai-fischen gezeigt, dass ein grosser Theil des Nahrungsdotters nach abgelaufener primärer Furchung des Bildungsdotters ebenfalls einer solchen secundären Furchung unterliegt. Endlich hat RAY-LANKESTER³⁾ bei den discoblastischen Eiern der Cephalopoden in dem

1) A. GOETTE, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Arch. für mikr. Anat. 1874, Vol. X, p. 140.

2) BALFOUR, Development of the Elasmobranch Fishes. Quart. Journ. Micr. Sc. 1874. Oct.

3) RAY-LANKESTER, Development of the cephalopoda. Quart. Journ. Micr. Sc. 1875. No. LVII.

secundär zerklüfteten Nahrungsdotter zahlreiche Zellen entstehen sehen, welche er als „Autoklasten“ den aus der primären Furchung des Bildungsdotters entstandenen Furchungskugeln, den „Klastoplasten“ entgegensetzt. Auch hier sind jene „Autoklasten oder Dotterzellen“, welche sich theils in Bindegewebszellen, theils in Blutzellen zu verwandeln scheinen, histogenetisch als Entoderm-Producte und speciell als Theile des Darmfaserblattes zu betrachten. Ich fasse diese discoblastischen Eier als vermittelnde Zwischenglieder zwischen den amphiblastischen Eiern und jenen rein meroblastischen Eiern auf, bei denen (wie bei unsern Teleostier-Eiern), der Dotter gar keinen Antheil mehr an der Furchung nimmt.

IV. Die superficiale Furchung und die Perigastrula (Taf. VI).

Nicht geringere Schwierigkeiten und Differenzen der Beurtheilung, als die discoidale Furchung, hat die zweite Hauptform der sogenannten partiellen Segmentation, die oberflächliche oder superficiale Eifurchung hervorgerufen, deren Endresultat die Bildung der Perigastrula ist (Taf. VI, Fig. 87, 88). Fanden wir schon bei jener die verschiedenen Autoren hinsichtlich der principiellen morphologischen Auffassung weit aus einander gehen und zu sehr entgegengesetzten Ansichten gelangen, so ist das bei dieser letzten und abweichendsten Furchungsform fast in noch höherem Maasse der Fall. Bei dem Versuche, dieselbe zu erklären, sind die meisten Beobachter gänzlich fehlgegangen oder sind selbst zu dem Resultate gelangt, dass hier überhaupt keine „eigentliche Eifurchung“ vorliege.

Die superficiale Eifurchung und die Perigastrula-Bildung findet sich sehr weit verbreitet, vor Allen im Stamme der Arthropoden, sowohl bei den Crustaceen als bei den Tracheaten, und wir dürfen vermuthen, dass die grosse Mehrzahl aller Gliederthiere aus diesen beiden Hauptgruppen jene specielle Form der Segmentation besitzt. Hingegen ist es sehr zweifelhaft, ob dieselbe Furchungsform noch in anderen Thierstämmen ausserdem vorkommt. Vielleicht findet sie sich bei einigen höheren Würmern vor.

Bei der grossen Mehrzahl der Arthropoden, namentlich bei allen höher entwickelten Formen, ist ein ansehnlich grosser, fettreicher Nahrungsdotter vorhanden; und dieser zeigt sich nach beendigter Furchung ringsum von einer blasenförmigen Keimhaut

(*Blastoderma*) umschlossen, welche aus einer einzigen Schicht von gleichartigen Zellen besteht, den Furchungsproducten des Bildungsdotters (Taf. VI, Fig. 85, 86). Das ist der Fall bei sämtlichen Insecten, mit sehr wenigen Ausnahmen, ferner bei den meisten höheren Arachniden und Myriapoden, und wohl auch bei der Mehrzahl der höheren Crustaceen. Dass demnach bei der überwiegenden Mehrzahl aller dieser höheren Arthropoden auf einer frühen Keimungsstufe eine solche blasenförmige, einschichtige, den ganzen Nahrungsdotter umhüllende Keimhaut besteht, darüber sind fast alle Autoren einig; dagegen stehen sich darüber, wie diese Keimhaut aus dem Bildungsdotter hervorgeht, die widersprechendsten und sonderbarsten Ansichten gegenüber. Die meisten Autoren sind der Meinung, dass hier überhaupt die Eifurchung fehle, und statt dessen plötzlich (durch Neubildung zahlreicher Kerne in einem oberflächlichen Keimhautblastem, eine Art „freier Zellbildung“) das Blastoderm entstehe. Ihren bestimmten Ausdruck findet diese Ansicht u. A. in den Grundzügen der Zoologie von CLAUS (III Aufl. 1875, p. 627) in folgendem Satze: „Anstatt der Dotterfurchung beginnt die Embryonalbildung der Insecten mit der Anlage eines peripherischen Keimhautblastems, welches sich durch Auftreten von Kernen mit später erfolgender zelliger Umgrenzung zu der, wie es scheint, stets aus einer einfachen Lage von Zellen zusammengesetzten Keimhaut gestaltet. Ueber die Abstammung dieser Kernbläschen sind die Beobachter verschiedener Ansicht. Während METSCHNIKOFF dieselbe bei den Aphiden auf Derivate des Keimbläschens zurückführt, sollen sie nach WEISMANN bei den Dipteren, nach MELNIKOFF bei *Donacia* unabhängig von dem längst geschwundenen Keimbläschen selbständig entstehen.“

Gegenüber dieser herrschenden Auffassung, welche sich vorzugsweise auf WEISMANN'S Keimesgeschichte der Dipteren und auf CLAPARÈDE'S Beobachtungen über die Ontogenie der Arachniden stützt, zeigten EDOUARD VAN BENEDEN und EMIL BESSELS in ihren Untersuchungen über die Blastodermbildung der Crustaceen¹⁾, dass auch hier überall eine wahre Eifurchung sich findet, bei welcher die Theilung der Kerne der Theilung der Protoplasma-Portionen vorausgeht. Jedoch wird der centrale Nahrungsdotter, der bei den verschiedenen Arthropoden in sehr verschiedenem Umfange entwickelt ist, von dieser wiederholten Theilung des oberflächlichen

1) EDOUARD VAN BENEDEN et EMILE BESSELS, Sur la Formation du Blastoderme chez les Crustacés. Bulletins et Mémoires de l'Acad. Belge. 1868 et 1869.

Bildungsdotters nicht mit betroffen, und die Eitheilung erscheint daher hier in Wahrheit als eine oberflächliche „Furchung“ im eigentlichen Sinne.

Bei manchen periblastischen Eiern ist die scharfe Sonderung des peripherischen Bildungsdotters von dem centralen Nahrungsdotter schon an dem unbefruchteten Ei mehr oder weniger deutlich nachweisbar. Gewöhnlich aber ist dieselbe erst an dem befruchteten Ei nach Verlust des Keimbläschens wahrzunehmen und erscheint somit als erstes Resultat des Befruchtungs-Actes und als erstes Zeichen der beginnenden Keimesentwicklung. So sagt z. B. WEISMANN: „Die erste Veränderung am befruchteten Ei der Arthropoden scheint ganz allgemein eine Veränderung der peripherischen Schicht des Dotters zu sein, welche von einer Zusammenziehung der gesamten Dottermasse begleitet ist: es bildet sich ein Keimhautblastem“¹⁾. Dieses sogenannte „Keimhautblastem“, eine zähflüssige, klare, körnchenarme Protoplasmaschicht an der gesamten Oberfläche des Eies, ist in Wahrheit der „Bildungsdotter“ und setzt sich nach innen mehr oder weniger scharf von dem dunkleren, undurchsichtigen, körnerreichen, centralen „Nahrungsdotter“ ab. Das Arthropoden-Ei in diesem Stadium, unmittelbar nach erfolgter Befruchtung und nach Verlust des Keimbläschens, stellt die charakteristische Keimform der Perimonerula dar, eine kernlose Cytoide, deren Protoplasma als periphere Hülle das centrale Deutoplasma allseitig umschliesst.

Die Pericytula, die „erste Furchungskugel“ der periblastischen Eier, entsteht unmittelbar aus jener Perimonerula durch Neubildung eines Zellkerns. In vielen Fällen (besonders bei vielen Crustaceen) ist dieser Kern der ersten Furchungszelle deutlich wahrgenommen und als Stammvater der Kerne sämtlicher Embryonalzellen nachgewiesen worden, so namentlich von VAN BENEDEN und BESSELS (l. c.). In anderen Fällen dagegen (besonders bei vielen Tracheaten) ist derselbe vermisst worden; er hat sich hier wahrscheinlich dadurch dem Blicke entzogen, dass er entweder in der centralen Dottermasse verborgen lag oder dass sein Lichtbrechungs-Vermögen von demjenigen der Rindenschicht in der er eingebettet lag, nicht hinreichend verschieden war. Der wirkliche Nachweis des Kernes der Pericytula in jenen ersteren Fällen berechtigt uns, seine Existenz auch in diesen letzteren an-

1) WEISMANN, Die Entwicklung der Dipteren. Leipzig 1864, S. 90. Taf. IV, Fig. 52.

zunehmen. Die Pericytula ist demnach allgemein als eine echte, kernhaltige Zelle aufzufassen, deren peripherisches Protoplasma von dem ansehnlichen centralen Deutoplasma mehr oder minder scharf gesondert ist. Beide verhalten sich zu einander, wie die hyaline Rindenschicht (*Exoplasma*) und die granulöse Markmasse (*Endoplasma*) bei vielen anderen Zellen¹⁾.

Die superficiale Furchung der Pericytula ist gewöhnlich wegen des ansehnlichen Umfangs und der Undurchsichtigkeit des centralen Nahrungsdotters sehr schwierig zu verfolgen. Diejenige Methode der Untersuchung, welche hier, wie bei den meisten übrigen Fällen der Eifurchung, die sichersten Aufschlüsse giebt, die Vergleichung zahlreicher, successiver, gefärbter Querschnitte vom Beginne der Eifurchung an, ist bei der superficiale Furchung im Ganzen noch zu wenig angewendet worden. Doch hat u. A. KOWALEVSKY²⁾ wichtige Resultate damit erzielt, vor Allen aber BOBRETZKY³⁾ in seinen vorzüglichen Keimesgeschichten verschiedener Crustaceen (*Astacus*, *Palaemon*, *Oniscus*). Mit Recht hebt letzterer hervor, dass die sorgfältige Tinction der Querschnitte von hervorragender Bedeutung sei, um die Kerne von den kernähnlichen Form-Elementen des Dotters zu unterscheiden. Ich selbst habe nach der von ihm angegeben vortrefflichen Methode⁴⁾ eine grosse Anzahl von Querschnitten durch die erhärteten Eier eines *Peneus* (*membranaceus*?) angefertigt, und bin dabei zu Resultaten gelangt, welche wesentlich mit denjenigen von BOBRETZKY übereinstimmen. Ich gebe hier zunächst meine eigene Beobachtungen wieder und werde dann versuchen, das Verhältniss derselben zu den übrigen, meist sehr abweichenden Angaben über superficiale Furchung zu erläutern.

Die frühesten Stadien der superficiale Furchung, welche mir von *Peneus* zu Gesicht gekommen sind, betreffen Eier mit vier Furchungszellen (Taf. VI, Fig. 81, 82). Das ellipsoide Ei, welches von einem dünnen, homogenen und ganz durchsichtigen, aber

1) Ueber die wichtige Differenzirung des Zellen-Protoplasma in eine äussere klare Rindensubstanz (*Exoplasma*) und eine innere körnige Marksubstanz (*Endoplasma*) vergl. meine Monographie der Kalkschwämme, 1872, Bd. I, S. 138.

2) KOWALEVSKY, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mem. de l'Acad. Petersb. 1871.

3) BOBRETZKY, Russische Abhandlung über die Keimesgeschichte von *Astacus* und *Palaemon*. Kiew 1873.

4) BOBRETZKY, Zur Embryologie des *Oniscus murarius*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1874, Bd. XXIV, S. 180.

festen Chorion umschlossen ist, zeigt zwei auf einander senkrechte Ringfurchen, eine aequatoriale (dem längsten Durchmesser des Ellipsoids entsprechend) und eine meridianale (dem kürzesten Durchmesser correspondirend). Eine ganz undurchsichtige Markmasse (mehr als die innere Hälfte des Radius einnehmend), geht nach aussen, ziemlich scharf abgesetzt, in eine hellere Rindenschicht über, und in dieser liegen sehr oberflächlich, deutlich durchschimmernd, die kugeligen Kerne der vier Zellen; jeder Kern ungefähr in der Mitte der Oberfläche seines Quadranten (Fig. 81). Auf Querschnitten (Fig. 82) zeigt sich deutlich, dass die Trennungsebenen der vier Zellen (die „Furchen“ der Oberfläche) nicht durch die ganze Eimasse hindurchgehen, sondern bloss die helle, äussere, feinkörnige Rindenschicht, den „Bildungsdotter“ in vier Portionen theilen, während die centrale Markmasse, der dunkle, grobkörnige, an kleinen Fettkugeln reiche, undurchsichtige „Nahrungsdotter“, eine völlig ungetheilte ellipsoide Centralmasse darstellt.

Ganz dasselbe Verhältniss der oberflächlichen „Furchungszellen“ zu dem centralen ungetheilten Nahrungsdotter bemerken wir an den folgenden Furchungsstadien, mit acht, sechzehn, zwei- und dreissig Zellen u. s. w. Das letztgenannte Stadium zeigt Fig. 83 von der Oberfläche, Fig. 84 im Meridianschnitt. Das Ei wird von acht Meridianfurchen und drei darauf senkrechten Parallelkreisen geschnitten. Die Furchen gehen auch hier nur durch die Rindenschicht des Bildungsdotters hindurch, und lassen die centrale Markmasse des Nahrungsdotters unberührt. Der Bildung der Furchen geht immer die Theilung der Kerne vorher, welche aus einander rücken, aber ihre oberflächliche Lage beibehalten. Auch alle folgenden Furchungen durchschneiden bloss die Rindenschicht, und so erhalten wir nach vollendeter Furchung die Perimorula, welche in Fig. 85 von der Oberfläche, in Fig. 86 im Meridianschnitt dargestellt ist. Die gesamte Masse der gleichartigen Furchungskugeln, welche nunmehr aus der wiederholten Theilung der Eizelle entstanden sind, bildet eine einzige oberflächliche Zellenlage, welche als geschlossene „Keimhaut“ (*Blastoderma*) blasenförmig den gesamten ungefurchten Nahrungsdotter umgiebt. Die „Furchen“, d. h. die Grenzlinien der einzelnen Blastoderm-Zellen die den morphologischen Werth der Morula-Zellen haben, gehen nur durch die helle Rindenschicht hindurch. Eine scharfe Grenze zwischen den hellen, feinkörnigen Zellen der letzteren, und der dunkeln, grobkörnigen Centralmasse des Nahrungsdotters ist nicht wahrnehmbar.

Da der ganze centrale Nahrungsdotter an dem Furchungsprocesse keinen Antheil nimmt, so müssen nothwendig die Furchungszellen, welche aus der fortgesetzten Theilung des superficialen Bildungsdotters hervorgehen, an der Oberfläche des ersteren sich in eine epithelartige Schicht neben einander stellen, statt sich zu einer wirklichen Morula zusammenzuballen. Eine nothwendige Folge dieses Verhältnisses ist aber, dass bei der superficialen Eifurchung das dritte und vierte Stadium des Furchungs-Processes zusammenfallen, dass also die Perimorula zugleich Periblastula ist. Denn die centrale ungefurchte Masse des fettreichen Nahrungsdotters verhält sich nunmehr zu der einschichtigen Zellenhülle des Blastoderms gerade so, wie die wasserhelle, klare Flüssigkeit oder Gallertmasse der Archiblastula zu der umschliessenden Zellschicht der letzteren. Der Raum, in welchem dort der Nahrungsdotter, hier das klare Fluidum sich befindet, ist in beiden Fällen die Furchungshöhle, Keimhöhle oder BAER'sche Höhle, das „*Blastocoeloma*“.

Aus dieser Periblastula (Fig. 85, 86) entsteht nun die Gastrula der periblastischen Eier wiederum auf diejenige Weise, welche wir als die ursprüngliche ansehen, nämlich durch eine Einstülpung des Blastoderms, welche mit Bildung einer Grube an dessen Oberfläche beginnt. Diese höchst wichtige und interessante Invagination hat zuerst BOBRETZKY bei *Astacus* und *Palaeomon* genauer geschildert und ich kann die Richtigkeit seiner Darstellungen im Wesentlichen nur bestätigen. Was ich bei *Peneus* sah, schliesst sich unmittelbar an des Letzteren Angaben von *Palaeomon* an. An einer bestimmten Stelle der Ei-Oberfläche, und zwar nicht an einem der beiden Pole der Längsaxe, sondern in der Mitte der letzteren bildet sich eine kleine, anfangs sehr seichte, grubenförmige Vertiefung, welche sich rasch ausdehnt und als radial gerichteter Blindsack in den Nahrungsdotter, gegen die Mitte des Eies, hineinwächst (Fig. 87, 88). Dieser cylindrische, am blinden Ende etwas kolbig erweiterte Blindsack ist der Urdarm (*a*), seine äussere Oeffnung der Urmund (*o*). Die einfache Zellschicht, welche denselben auskleidet und deren Zellen sich durch bedeutendere Höhe von denen des übrigen Blastoderms auszeichnen, sind die ersten Entoderm-Zellen, denen sich alle anderen nunmehr als Exoderm-Zellen gegenüberstellen.

Die Perigastrula, welche so entsteht, und welche Fig. 87 von der Oberfläche, Fig. 88 im Meridianschnitt zeigt, unterscheidet sich von der Archigastrula eigentlich nur durch die ansehnliche

Masse des die Furchungshöhle erfüllenden Nahrungsdotters, welche zwischen den beiden primären Keimblättern liegen bleibt, und welche die vollständige Annäherung des eingestülpten Entoderms an das nicht eingestülpte Exoderm verhindert. Dieser Nahrungs-Dotter wird von den Entoderm-Zellen des wachsenden Urdarms resorbirt; theilweise scheint derselbe auch noch später einer secundären Zerklüftung zu unterliegen. Die Exoderm-Zellen (*e*), welche den Nahrungsdotter von aussen umschliessen, sind kleine, helle Zellen mit centralem Kern, welche anfangs noch cylindrisch sind, später sich abplatten. Die Entoderm-Zellen hingegen (*i*) sind schlanke Cylinderzellen oder Pyramiden, deren Kern in der nach aussen gerichteten Basis der Pyramiden, ganz nahe am Nahrungsdotter, sich befindet. Durch fortgesetzte Theilung werden die Entoderm-Zellen immer dünner und schlanker; zugleich werden sie aber auch länger, indem ihre äusseren kernhaltigen Enden (die Basen der schlanken Pyramiden) immer tiefer in den Dotter hineinwachsen.

Das Properistom, der Umschlagsrand des Blastoderms, an welchem das Exoderm (*e*) in das Entoderm (*i*) übergeht, und welcher den Mundrand der Perigastrula darstellt, ist auch hier der erste Ausgangspunkt für die Bildung des Mesoderms (Fig. 89 *m*). Hier erscheinen schon kurz nach Beginn der Darm-Einstülpung die ersten Spuren eines mittleren Keimblattes in Gestalt von wenigen grossen Zellen, von denen sich namentlich die unmittelbar in dem Falze des Umschlagsrandes gelegenen durch besondere Grösse auszeichnen. Zugleich geht die einaxige Grundform der Perigastrula in die dipleure Grundform über, indem der Urmund seine centrale Lage verlässt und nach demjenigen Pole der Längsaxe hinrückt, welcher dem späteren Hinterende des Körpers entspricht. Es wird dies durch überwiegendes Wachstum des späteren Vordertheils, resp. durch eine Zellenverschiebung im Exoderm bewirkt, welche mit der Bildung einer vor dem Urmund auftretenden Hautgrube, der ersten Anlage des Vorderdarms (*g*) im Zusammenhang steht. Vor der letzteren erscheint ein klappenartiger Vorsprung, die Anlage der Oberlippe (*l*); hinter derselben sprossen drei Paar kleine stumpfe Höcker als Auswüchse des Exoderms hervor, die ersten Anlagen der drei Paar Nauplius-Gliedmaassen (Fig. 89 I, II, III). Wie durch das Auftreten dieser äusseren Theile die dipleure oder bilateral-symmetrische Grundform sich bereits deutlich ausspricht, so geschieht es auch innerlich durch die weitere Fortbildung des Darmcanales.

Die Anlage des Vorderdarms (g) wächst dem blinden Vorderende des Urdarms entgegen. Der Nahrungsdotter zwischen beiden verschwindet und beide Darmhöhlen sind nur noch durch eine dünne Scheidewand getrennt, welche aus zwei Zellschichten besteht, dem Exoderm der Schlundwand und dem Entoderm der Urdarmwand. Später wird diese Scheidewand (Rachenhaut) durchbrochen und der Vorderdarm communicirt nunmehr frei mit dem Urdarm. Aus letzterem geht bloss der Mitteldarm hervor, und vielleicht auch der Enddarm, falls sich (was noch unentschieden ist) der Urmund hier in den bleibenden After verwandelt. Der durch secundäre Einstülpung des Exoderms entstandene Vorderdarm bildet nicht nur die Mundhöhle und den Schlund, sondern auch die ganze Speiseröhre und den Kaumagen des Krebses. Beiläufig sei noch bemerkt, dass die Anlage des Postabdomen, welches bei *Astacus* und *Palaemon* frühzeitig hinter dem Urmund als Verlängerung des hinteren Körperendes hervorsprosst, bei unserm *Peneus* erst später aufzutreten scheint. Die in Fig. 89 und 90 dargestellte Keimform (die älteste, welche ich beobachtete) ist ein reiner Nauplius und möglicherweise schlüpft bei dieser *Peneus*-Art, wie bei der von FRITZ MÜLLER beobachteten, das Thier als Nauplius aus dem Ei.

Die superficiale Furchung und die Perigastrula-Bildung, wie ich sie hier nach meinen eigenen Beobachtungen an *Peneus* geschildert habe, scheint in wesentlich übereinstimmender Form bei vielen Arthropoden verschiedener Gruppen, sowohl Crustaceen, als Tracheaten, wiederzukehren. Bei vielen anderen Thieren dieses Stammes weicht sie dagegen mehr oder minder von jenem Typus ab und unterliegt vielfachen Modificationen. Schon die wenigen sicheren Angaben, die wir gegenwärtig besitzen, deuten darauf hin, so namentlich diejenigen von WEISMANN über die Musciden, von BOBRETZKY über *Astacus* und *Palaemon*, von KOWALEVSKY über *Hydrophilus* und *Apis*. Auch die zahlreichen Beobachtungen von METSCHNIKOFF über die Ontogenie verschiedener Arthropoden scheinen diese Annahme zu stützen. Nur sind leider die meisten Angaben dieses fleissigen, aber kritiklosen Beobachters wegen ihrer Oberflächlichkeit und wegen der Unbekanntschaft desselben mit den wichtigsten Grundbegriffen der Morphologie, und besonders der Histologie nicht sicher zu verwerthen.

Als die auffallendste Modification der superficialen Furchung müssen wir wohl Diejenige ansehen, welche zuerst WEISMANN bei den Dipteren beschrieben hat und als weit verbreitet bei den Arthropoden betrachtet. Es sollen hier in der Rindenschicht der

Pericytula, überall in dem „peripherischen Keimhautblastem das rings den Nahrungsdotter umschliesst“, gleichzeitig und plötzlich zahlreiche Zellkerne neben einander auftreten und so das einschichtige peripherische Blastoderm erzeugen. Höchst wahrscheinlich haben wir es hier mit einer sehr beschleunigten superficialen Furchung zu thun, bei welcher die Kerntheilung entweder innerhalb des undurchsichtigen Nahrungsdotters verläuft und sich so dem Blick entzieht, oder aber innerhalb des durchsichtigen Nahrungsdotters (der „Blastemschicht“) so rasch vor sich geht, dass die zahlreichen Kerne alle gleichzeitig aufzutreten scheinen; vielleicht ist auch das gleiche Lichtbrechungsvermögen der Kerne und des umgebenden Protoplasma der „Blastemschicht“ die Ursache, dass die fortschreitende Theilung der ersteren nicht beobachtet wurde. Jedenfalls ist das Endresultat der Eifurchung auch hier dieselbe Perigastrula, wie bei *Peneus*.

Die Vermuthung, dass sich jene auffallendste Modification der superficialen Furchung in dieser oder in einer anderen Weise auf die von uns geschilderte Form derselben bei *Peneus* zurückführen lasse, wird dadurch bekräftigt, dass auch die übrigen Modificationen, welche theils das Verhalten des Nahrungsdotters, theils dasjenige des Bildungsdotters bei verschiedenen Crustaceen und Tracheaten darbietet, sich in gleicher Weise durch secundäre ceno-genetische Abänderungen erklären lassen. Auch verdient der Umstand noch besonders hervorgehoben zu werden, dass von nahe verwandten Arthropoden einer Familie (oder selbst einer Gattung, z. B. *Gammarus*) die einen Arten superficiale, die anderen inaequale oder discoidale Furchung besitzen. Endlich bietet uns die superficiale Eifurchung so viele Uebergänge zur discoidalen sowohl als zur inaequalen Eifurchung, dass wir sie als aus der letzteren hervorgegangen betrachten und demnach in letzter Instanz wiederum auf die primordiale Furchung zurückführen dürfen.

11. Die Eifurchung und Gastrulabildung in den Hauptgruppen des Thierreichs.

I. Gastrula und Eifurchung der Zoophyten.

Der Stamm der Zoophyten (oder der Coelenteraten im weiteren Sinne), der niederste und älteste unter den sechs Metazoen-Phylen, besitzt noch heute, wie von vornherein zu erwarten ist, die primordiale Furchung in vielen verschiedenen Gruppen;

und wir finden daher auch deren Endproduct, die ursprüngliche reine Archigastrula, bei sehr vielen Pflanzenthieren — wahrscheinlich bei der Mehrzahl derselben — getreu conservirt. Da die Urform der Metazoen, die Gastraea, selbst im zoologischen Systeme zu den Zoophyten gestellt werden muss, und da selbst die völlig ausgebildeten Pflanzenthier der niedersten Stufe (Haliphysema, Olynthus, Hydra) nur sehr wenig von der Gastraea sich entfernt haben, so erscheint die weite Verbreitung der Archigastrula in der Ontogenie dies Stammes sehr natürlich.

Von besonderem Interesse ist es dabei, dass eines der niedersten unter den bekannten Zoophyten, Gastrophysema, uns die ursprüngliche Entstehung der Archigastrula (durch Einstülpung der Archiblastula) noch heute in typischer Form zeigt (Taf. VIII). Wie bei diesem Gastraeaden, so ist die primordiale Furchung auch bei mehreren Spongien (Calcispongien¹⁾, Fig. 17, und Myxospongien) von mir beobachtet worden, ebenso gelegentlich bei Hydroiden und Medusen verschiedener Gattungen. Bei den Myxospongien (*Halisarca*) hat GIARD die Archigastrula zuerst nachgewiesen²⁾. Bei verschiedenen Hydroiden ist dieselbe von C. GEGENBAUR³⁾, AGASSIZ⁴⁾, ALLMAN⁵⁾, HINCKS⁶⁾, A. KOWALEVSKY⁷⁾ u. A. beobachtet worden. Der Letztere hat auch die reine primordiale Furchung und die typische Entstehung der Archigastrula durch Einstülpung der Archiblastula bei mehreren höheren Discomedusen genau verfolgt (Cassiopeja, Rhizostoma, Pelagia, l. c. Tab. I—III). Vergl. Taf. II, Fig. 22. Unter den Corallen hat derselbe sie ebenso bei Actinia (ibid. Taf. IV), Caryophyllia, Gorgonia und Cereanthus gesehen (ibid. Taf. V, VI). Vergl. Taf. II, Fig. 20, 21. Ich selbst habe die typische Form der primordialen Furchung und die Entstehung der echten Archigastrula durch Einstülpung der Archiblastula bei einer Actinia und bei der solitären Octocoralle Monoxenia verfolgt (Vergl. meine „Arabische Korallen“, Berlin 1875).

1) E. HAECKEL, Monographie der Kalkschwämme, 1872. Taf. 13, 30, 44.

2) GIARD, Archives de Zoologie expérimentale. 1873. Vol. II. Pl. XIX, Fig. 15, 16.

3) GEGENBAUR, Zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung der Medusen und Polypen. Würzburg 1854.

4) LOUIS AGASSIZ, Contributions to the nat. hist. etc. Vol. IV. 1863.

5) ALLMAN, Monograph of the tubularian Hydroids. 1871.

6) THOMAS HINCKS, History of the British Hydroid Zoophytes. London 1868.

7) A. KOWALEVSKY, Russische Abhandl. über Ontogenie der Coelenteraten. Moskau 1873.

Dass demnach bei sehr vielen Zoophyten aus verschiedenen Classen die primordiale Furchung in der typischen ursprünglichen Weise, wie bei Gastrophysema (Taf. VIII) verläuft und die echte Archigastrula der Pflanzenthierse sehr oft sich durch Einstülpung oder Invagination der Archiblastula bildet, steht also unzweifelhaft fest. In vielen Fällen soll allerdings statt dieser *Gastrula invaginata* vielmehr eine *Gastrula delaminata* entstehen, d. h. es soll sich das einschichtige Blastoderm der Blastula in der Fläche spalten und so zweischichtig werden. Die Mundöffnung soll sich dann erst später bilden, indem die Wand dieser „Planula“ durchbrochen wird. So soll durch „Delamination oder Abspaltung“ namentlich die Gastrula mancher Spongien und Hydroid-Polypen, z. B. *Cordylophora*¹⁾, *Campanularia*²⁾ entstehen. Gerade dieses Verhältniss haben die Gegner der Gastraea-Theorie mit besonderem Nachdruck als vernichtendes Argument gegen dieselbe geltend gemacht. Allein erstens sind die bezüglichen Beobachtungen keineswegs immer vollkommen klar und zweifellos; zweitens lassen dieselben — ihre volle Richtigkeit vorausgesetzt — die Deutung zu, dass die *Gastrula delaminata* eine secundäre Keimform ist, durch cenogenetische Abänderung aus der primären *Gastrula invaginata* entstanden; und drittens wird jener scheinbar so wesentliche Unterschied dadurch als völlig bedeutungslos erwiesen, dass von ganz nahe verwandten Thieren einer natürlichen Familie, oder selbst von nächststehenden Arten einer Gattung (z. B. *Actinia*) die Gastrula der einen durch primäre „Invagination“, die Gastrula der anderen angeblich durch secundäre „Delamination“ entsteht. Schon RAY-LANKESTER³⁾ hat wiederholt darauf hingewiesen, dass die letztere sich auf die erstere zurückführen lässt; und ebenso hat sich neuerlichst GOETTE ausgesprochen⁴⁾. Ich selbst bin gegenwärtig ganz überzeugt, dass auch diejenigen Gastrula-Formen, welche heute wirklich ontogenetisch durch „Delamination“ oder Abspaltung sich bilden, ursprünglich (phylogenetisch) durch „Invagination“ entstanden sind. Sehr viele Angaben über Delamination sind auch wohl auf Beobachtungsfehler zurückzuführen, die bei den sehr schwierigen und deli-

1) FRANZ EILHARD SCHULZE, Ueber den Bau und die Entwicklung von *Cordylophora lacustris*. 1871. S. 38. Taf. V.

2) KOWALEVSKY, Russ. Abhandl. über Ontogenie der Coelenteraten. 1873. Taf. I.

3) E. RAY-LANKESTER, Ann. Mag. nat. hist. 1873, Vol. XI, p. 330.

4) GOETTE, Keimesgeschichte der Unke. 1875, S. 870.

Objecten sich leicht einschleichen. Wird doch z. B. bei den Geryonien die Einstülpung der Blastula, aus der die Magenöhle hervorgeht, von KOWALEVSKY (l. c.) klar beschrieben, während FOL und METSCHNIKOFF von einer solchen Nichts wissen. Bis demnach ganz genaue und unzweifelhafte Angaben über die wahre *Gastrula delaminata* geliefert sind, dürfen wir deren Existenz einstweilen noch bezweifeln; und selbst wenn sie erwiesen sein sollte, würden wir sie auf die ursprüngliche *Gastrula invaginata* zurückführen und annehmen, dass sie aus dieser durch gefälschte oder abgekürzte Vererbung, oder durch andere cenogenetische Processe secundär entstanden ist.

Auch die Gastrula der Spongien, welche in sehr mannichfaltigen und stark abweichenden Modificationen vorzukommen scheint, dürfte durch Annahme solcher cenogenetischen Veränderungen sich erklären und auf den einheitlichen Gastrula-Typus zurückführen lassen. Diese Annahme ist vorläufig um so mehr gestattet, als bei einzelnen Schwämmen die Archigastrula in reiner Form sicher gestellt zu sein scheint (Fig. 17), während in anderen Fällen sehr abweichende Formen von Amphigastrula sich finden. Die ausführliche Darstellung der Eifurchung und Gastrulabildung der Spongien, welche ich zuerst in meiner Monographie der Kalkschwämme gegeben habe ¹⁾, ist später von METSCHNIKOFF auf das Heftigste angegriffen worden ²⁾. Auch OSKAR SCHMIDT hat in einer kürzlich erschienenen Arbeit sich gegen meine Auffassung, gleichzeitig aber auch gegen diejenige von METSCHNIKOFF ausgesprochen ³⁾.

1) E. HAECKEL, Monographie der Kalkschwämme, 1872, Bd. I, p. 328—346.

2) ELIAS METSCHNIKOFF, Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1874. Bd. XXIV, p. 1. Taf. I. Die ausserordentliche Geringschätzung und ingrimmige Erbitterung, mit welcher sich METSCHNIKOFF in diesen und den daran angeschlossenen Aufsätzen über meine wissenschaftlichen Arbeiten ausspricht, erklärt sich ganz einfach und befriedigend aus den diametral entgegengesetzten allgemeinen Standpunkten, welche wir Beide in der Zoologie einnehmen. Für ELIAS METSCHNIKOFF ist die Natur ein grosses Curiositäten-Museum, welches um so „interessanter und merkwürdiger“ ist, je wunderbarer und unerklärlicher die tausendfältigen Formbildungen unverbunden und unvermittelt neben einander stehen. Er sucht daher auch möglichst zahlreiche und grosse Unterschiede zwischen verwandten Formkreisen aufzufinden. Meine eigenen Bestrebungen sind gerade auf das Gegentheil gerichtet, indem ich diese Unterschiede auszugleichen und jene Mannichfaltigkeit bunter Erscheinungen auf eine gemeinsame Einheit zurückzuführen und so zu erklären suche. Die herzliche Verachtung, welche METSCHNIKOFF diesem Bestreben bezeigt, erwidere ich natürlich mit gleicher Innigkeit.

3) OSKAR SCHMIDT, Zur Orientirung über die Entwicklung der Spongien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1875. Suppl. Bd. XXV, p. 127; Taf. VIII—X.

Da ausserdem O. SCHMIDT selbst bei nahe verwandten Spongien sehr verschiedene Keimungsformen beschrieben hat, bedarf die gesamte Ontogenie der Schwämme, wie er auch selbst hervorhebt, dringend neuer ausgedehnter Untersuchungen. Uebrigens scheinen mir sowohl die Beobachtungen von O. SCHMIDT als von METSCHNIKOFF (ihre Richtigkeit vorausgesetzt!) einer Deutung fähig, welche ihre Zurückführung auf die inaequale Amphigastrula-Bildung wohl gestattet, demnach auch mit der Gastraea-Theorie sich vereinbaren lässt. Ich werde später darauf zurückkommen und will vorläufig nur hervorheben, dass die beiden genannten Autoren mit keinem Worte des Olynthus gedenken, jener wichtigsten und lehrreichsten Spongien-Form, welche ich als die Urform der Kalkschwämme betrachte und auf welche sich meine ganze Betrachtungsweise vorzüglich stützt. Der Olynthus ist wesentlich nur eine festsitzende Gastrula, welche geschlechtsreif geworden ist, Hautporen und Kalknadeln gebildet hat. Der junge, noch nicht geschlechtsreife Olynthus (ohne Hautporen und Kalknadeln) ist die Ascula (von der METSCHNIKOFF behauptet, dass ich sie nie gesehen habe!). Sowohl der Olynthus als die Ascula sind sehr häufige und äusserst wichtige Schwammformen, die jederzeit leicht zu haben sind. Es kann sich also nur um die Frage handeln, wie diese, der Gastrula ganz nahe stehenden, festsitzenden Formen aus der freischwimmenden Flimmerlarve entstanden sind? Wenn diese letztere eine Invagination erleidet (wie METSCHNIKOFF angiebt) und keine Delamination (wie ich annehme) so ist mir das für die Gastraea-Theorie natürlich nur um so lieber!

Die inaequale Furchung, welche zur Bildung der Amphigastrula führt, scheint unter den Zoophyten nicht selten vorzukommen, wenn auch im Ganzen viel weniger verbreitet als die primordiale Furchung und die Archigastrula. Unter den Spongien ist die inaequale Furchung möglicherweise ziemlich verbreitet, namentlich bei den Kieselschwämmen. Schon bei einigen Kalkschwämmen (die meistens archiblastisch zu sein scheinen), finden wir Uebergänge zur amphiblastischen Form, so z. B. bei *Sycyssa Huxleyi* (Fig. 18) und *Sycandra raphanus* (Fig. 19). Unter den Hydromedusen finden wir sie bei vielen Siphonophoren¹⁾; sonst scheint sie in dieser Classe selten zu sein. Häufiger ist sie vielleicht bei den Korallen (KOWALEVSKY l. c. Taf. IV, V). In ganz

1) E. HAECKEL, Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. Utrecht 1869.

exquisiter Form aber findet sie sich bei den meisten (oder allen?) Ctenophoren, wo sie von A. KOWALEVSKY¹⁾, HERMANN FOL²⁾ und ALEXANDER AGASSIZ³⁾ genau beschrieben und durch zahlreiche Abbildungen erläutert worden ist.

Ob die discoidale Furchung und die daraus hervorgehende Discogastrula im Zoophyten-Stamme vorkommt, ist heute noch zweifelhaft. Vielleicht findet sie sich bei einigen Siphonophoren und Ctenophoren. Die ansehnliche Grösse, welche die Masse der grossen „Dotterzellen“ des Entoderms bei einigen Siphonophoren erreicht, so dass dem gegenüber der kleine „Blastodiscus“ der Exodermzellen nur eine flache Keimscheibe am animalen Pole der Ei-axe bildet, vermittelt den Uebergang zur Discogastrula.

Dagegen ist es sehr zweifelhaft, ob die superficiale Furchung und deren Endproduct, die Perigastrula, unter den Zoophyten sich findet. Nach einigen Abbildungen scheint es, als ob sie bei manchen Spongien, bei einigen Siphonophoren und Korallen (Alcyonien) vorkommt.

II. Gastrula und Eifurchung der Würmer.

Im Stamme der Würmer finden wir die ursprüngliche Form der primordialen Furchung und die daraus hervorgehende Urform der Archigastrula bei niederen Helminthen sehr verschiedener Gruppen noch heute wohl erhalten. Unter den Plathelminthen ist dieselbe wahrscheinlich bei den Turbellarien (deren Keimesgeschichte leider nur sehr wenig untersucht ist) weit verbreitet, ebenso bei einer Anzahl Trematoden und wahrscheinlich auch bei vielen Cestoden⁴⁾. Bei den Nemertinen ist sie von METSCHNIKOFF⁵⁾ und DIECK⁶⁾ beschrieben worden. Auch bei den Enteropneusten (*Balanoglossus*) scheint sie in ganz reiner Form erhalten zu sein. Ebenso finden wir sie bei den Chae-

1) KOWALEVSKY, Entwicklung der Rippenquallen. Mém. de l'Acad. S. Petersb. Tom. X. 1866.

2) HERMANN FOL, Anatomie und Entwicklung einiger Rippenquallen. Berlin 1869.

3) ALEX. AGASSIZ, Embryology of the Ctenophorae. Cambridge 1874.

4) ÉDOUARD VAN BENEDEN, Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. Bruxelles 1870.

5) METSCHNIKOFF, Ueber die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mém. de l'Acad. de S. Petersb. Tom. XIV, 1869, No. 8. Taf. IX.

6) GEORG DIECK, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Nemertinen. Jenaische Zeitschr. f. Nat. Bd. VIII, 1874. Taf. XX.

tognathen ¹⁾ (*Sagitta*) vor (Fig. 23). Ferner scheint dieselbe auch bei den Nematoden verbreitet zu sein; wenigstens geht dies aus einer kürzlich erschienenen Mittheilung von BÜTSCHLI hervor, der sie bei *Cucullanus* genau beschreibt ²⁾. Bei anderen Nematoden-Gruppen dürfte gewöhnlicher die Amphigastrula auftreten. Gleiches gilt wohl auch von der Mehrzahl der Bryozoen. Unter den Tunicaten kennen wir die reine Archigastrula durch KOWALEVSKY'S ³⁾ und KUPFFER'S ⁴⁾ Untersuchungen über verschiedenen Ascidien; der erstere hat sie auch bei *Phoronis* unter den Gephyreen nachgewiesen.

Weit häufiger als die primordiale findet sich im Stamme der Würmer die inaequale Furchung, die zur Bildung der Amphigastrula führt (Fig. 91—102). Soweit es der heutige beschränkte Zustand unserer Kenntnisse zu beurtheilen erlaubt, ist diese Form der Eifurchung unter den Würmern bei weitem am meisten verbreitet und namentlich unter den höheren Helminthen die herrschende Keimungsform. Alle verschiedenen Modificationen derselben finden sich hier vor, bald unten bei den niederen Würmern in Anschluss an die primordiale, bald oben bei den höheren Würmern in Anschluss an die discoidale und superficiale Furchung. Dabei ist das Verhältniss der zahlreichen kleinen, hellen Zellen des animalen Bildungskeimes zu den wenigen grossen, dunkeln Zellen des vegetativen Nahrungskeimes äusserst mannichfaltig. Bald erscheint die aus den letzteren gebildete vegetative Hemisphäre in die von den ersteren formirte animale Hemisphäre „eingestülpt“ (*Entobole*, *Amphigastrula invaginata*); bald scheint vielmehr die letztere die erstere zu „umwachsen“ (*Epibole*, *Amphigastrula circumcreta*). Gerade hier lässt sich (wie auch bei den Mollusken) sehr schön zeigen, dass beide Formen der inaequalen Furchung nur durch die relative Grösse und Masse der „Nahrungszellen“ im Verhältniss zu den „Bildungszellen“ verschieden und durch unmerkliche Uebergänge verbunden sind. Unter der Plathelminthen ⁵⁾ scheinen solche Uebergänge sehr verbreitet zu

1) A. KOWALEVSKY, Embryol. Stud. an Würmern und Arthropoden. Méd. de l'Acad. de S. Petersb. 1871. Tom. XVI, N. 12. Taf. I.

2) BÜTSCHLI, Zur Entwicklungsgeschichte des *Cucullanus elegans*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1875; Bd. XXVI, S. 103. Taf. V. Fig. 5—7 Archigastrula.

3) A. KOWALEVSKY, Entwicklungsgeschichte d. einfachen Ascidien. Mém. Acad. Petersb. Tom. X. Nr. 15. 1866. Taf. I.

4) KUPFFER, Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. Archiv f. mikr. Anat. 1870. Vol. VI, Taf. VIII.

5) A. KEFERSTEIN, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte d. Seeplanarien. 1868.

sein; wahrscheinlich auch unter den Nematoden und namentlich bei den Anneliden. Unter den letzteren hat sie vorzüglich CLAPARÈDE¹⁾ schon 1869 in ausgedehnter Verbreitung nachgewiesen und später KOWALEVSKY²⁾ auf Querschnitten genauer studirt (l. c.). Bei den meisten Chaetopoden verläuft die inaequale Furchung nach demselben Modus, den ich oben nach meinen eigenen Beobachtungen bei *Fabricia* geschildert habe (Taf. VII, Fig. 91—102). In gleicher oder ähnlicher Form entwickelt sich die Amphigastrula aber auch bei vielen anderen Würmern, namentlich den Räderthierchen, wo sie von LEYDIG³⁾, SALENSKY⁴⁾ u. A. beschrieben worden ist. Sie tritt hier meistens, wie bei vielen Anneliden, in derjenigen Modification auf, welche ich in der Anthropogenie (S. 166) als „seriale Furchung“ unterschieden habe, ausgezeichnet durch die arithmetische Progression, in der sich die Furchungszellen anfänglich vermehren. Andere Modificationen der inaequalen Furchung scheinen bei Gephyreen, Tunicaten und andern Würmern vorzukommen, müssen jedoch noch genauer untersucht werden. Von *Phascolosoma* hat kürzlich SELENKA eine ausführliche Darstellung gegeben⁵⁾.

Die discoidale Furchung und die daraus entstehende Discogastrula scheint zwar in so reiner Form, wie bei den Cephalopoden, Scorpionen, Vögeln u. s. w. bei den Würmern nicht vorzukommen. Aber vollständige Uebergänge zu derselben bildet die Amphigastrula der Würmer nicht selten. Einen solchen hat KOWALEVSKY bei *Euaxes* sehr genau beschreiben (l. c. Tab. III); und ähnliche werden sich wahrscheinlich auch noch bei manchen anderen Würmern mit sehr voluminösem Nahrungsdotter finden. Offenbar führt hier die starke Massenzunahme des letzteren zu einer Modification der Amphigastrula, welche sich unmittelbar der Discogastrula anschliesst⁶⁾. Ob wahre superficiale Furchung

1) ED. CLAPARÈDE, Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Chaetopoden. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XIX. 1869. Taf. XII—XVII.

2) KOWALEVSKY, Embryol. Stud. an Würmern etc. Taf. III—V *Euaxes*; Taf. VI, VII *Lumbricus*.

3) LEYDIG, Ueber den Bau und die systematische Stellung der Räderthiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VI, 1854.

4) SALENSKY, Entwicklung des Brachionus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1872. Bd. XXII, Taf. XXXVIII.

5) SELENKA, Eifurchung und Larvenbildung von *Phascolosoma*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1875, Bd. XXV, Taf. XXIX.

6) A. KOWALEVSKY, Embryol. Studien an Würmern etc. (l. c. Tab. III, IV). Auf den Querschnitten seiner Tafel IV könnte man Fig. 25 und 26 als Disco-

und die daraus entstehende Perigastrula, wie wir sie bei den meisten Arthropoden finden, auch bereits bei höheren Würmern, namentlich Anneliden, vorkommt, ist gegenwärtig noch nicht sicher bekannt, jedoch nicht unwahrscheinlich.

III. Gastrula und Eifurchung der Mollusken.

Der Stamm der Weichthiere schliesst sich bezüglich seiner Eifurchung und Gastrulabildung auf das Engste an die Gruppe der höheren Würmer an, aus der er phylogenetisch hervorgegangen ist. Die primordiale Furchung mit der Archigastrula scheint im Ganzen nur selten rein conservirt zu sein; so namentlich bei den niedersten Mollusken, den Spirobranchien oder Brachiopoden (Fig. 25). Hier hat sie KOWALEVSKY neuerlich von *Argiope*, *Terebratula* u. A. beschrieben¹⁾. Unter den Schnecken hat sie schon 1862 LEREBoullet bei *Lymnaeus* richtig erkannt²⁾; und kürzlich haben sie bei derselben RAY-LANKESTER³⁾ und am sorgfältigsten CARL RABL⁴⁾ beschrieben. Das Vorkommen der reinen Archigastrula ist hier um so interessanter, als die primordiale Furchung einen vorübergehenden Anlauf zur inaequalen nimmt. Nachdem nämlich die ersten vier Furchungszellen von gleicher Grösse gebildet sind, werden dieselben durch eine dem Aequator parallele Kreisfurche in vier grössere und vier kleinere Zellen getheilt, wie bei sehr vielen Würmern und Mollusken (Fig. 104). Dann aber „theilen sich die grossen Furchungskugeln rascher und öfter als die kleinen, so dass schliesslich alle Zellen ungefähr die gleiche Grösse besitzen.“ (RABL l. c.).

Viel häufiger als die primordiale tritt bei den Mollusken die inaequale Furchung mit der Amphigastrula auf, welche in diesem Thierstamme, wie bei den Würmern, die bei weitem häufigste Keimungsform zu sein scheint. Die meisten älteren Be-

morula, Fig. 27 u. 28 als Discoblastula, Fig. 29 u. 30 als Discogastrula deuten, mit Rücksicht auf die entsprechenden Flächenansichten der Taf. III.

1) KOWALEVSKY, Russische Abhandl. über Ontogenie der Brachiopoden. Kasan 1873. Taf. I.

2) LEREBoullet, Embryologie du Lymnée. Annales d. sciens. nat. Vol. XVIII, 1862, Taf. 11. Fig. 25 Archiblastula. Fig. 26 Archiblastula invaginata. Fig. 26 Archigastrula.

3) RAY-LANKESTER, Observations on the development of the Pond-Snail. Quart. Journ. of microsc. Science, Vol. XIV, 1874.

4) CARL RABL, Die Ontogenie der Süsswasser-Pulmonaten. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1875. Vol. IX, Taf. VII.

schreibungen der Keimung von Muscheln und Schnecken sind auf diese Form zu beziehen, obwohl die Mehrzahl derselben nicht hinreichend genau ist. Auch diejenigen Brachiopoden, welche viel Nahrungsdotter im Ei angehäuft haben (z. B. *Thecidium*), haben an Stelle der ursprünglichen primordiales allmählich die inaequale Furchung angenommen. Ueber die Amphigastrula der Muscheln hat die genauesten (noch nicht veröffentlichten) Untersuchungen CARL RABL an *Unio* angestellt. Ich habe mich von deren Richtigkeit an sehr guten, von RABL angefertigten Querschnitten mit eigenen Augen überzeugt. Seiner freundlichen Mittheilung verdanke ich die in Fig. 26—28 auf Taf. II gegebenen Abbildungen. Das eingestülpte Entoderm der Amphigastrula zeigt sehr hohe schmale Cylinderzellen im Gegensatze zu den niederen Plattenzellen des Exoderm. An der Amphiblastula von *Unio* (Fig. 26) ist das ganze Entoderm nur durch eine einzige sehr grosse Zelle repräsentirt, während das Exoderm bereits ein Gewölbe von vielen kleinen Zellen bildet¹⁾. Von den Schnecken hat die Amphigastrula besonders genau SELENKA bei *Purpura* beschrieben²⁾. Der Nahrungsdotter ist hier so gross, dass die primär gefurchte Schicht der kleinen hellen Bildungszellen am animalen Bildungspole des Eies eine fast halbkugelige Kappe bildet. Diese „umwächst“ die grosszellige, erst secundär gefurchte, subsphärische Masse der grossen dunkeln Nahrungszellen: „Epibolie“ (Amphiblastula, l. c. Fig. 3). Hierauf schlägt sich der verdickte Rand der primären hellen Keimschicht am untern „Nahrungspole“ nach innen um und seine eingestülpte Verlängerung wächst als „secundäre Keimschicht“ (Entoderm) zwischen den grossen Dotterkugeln und der „primären Keimschicht“ (Exoderm) nach dem oberen „Bildungspole“ zurück (*Amphigastrula circumcreta*, l. c. Fig. 4, 5). Vergl. Fig. 32. Wird der Nahrungsdotter noch grösser, wie es bei einigen höheren Cochlidien der Fall ist, so breitet sich die primäre Keimschicht noch flacher, scheibenförmig auf dem Nahrungsdotter aus, den sie später umwächst. Die Amphigastrula geht so in die Discogastrula über (Fig. 104—110).

Die discoidale Furchung mit der Discogastrula wird

1) PAUL FLEMMING bemerkt in den kürzlich erschienenen „Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden“ (Wien. Acad. Sitzungsber. 1875. Vol. LXXI), dass eine eigentliche Gastrula hier nicht vorkomme. Er hat dieselbe offenbar desshalb übersehen, weil er keine Querschnitte durch das Gastrula-Stadium angefertigt hat.

2) SELENKA, Die Anlage der Keimblätter bei *Purpura lapillus*. Haarlem 1872. Taf. XVII.

dergestalt schon bei den höheren Schnecken durch die zunehmende Vergrößerung des Nahrungsdotters allmählig eingeführt. Sie findet sich allgemein bei der höchsten Mollusken-Classe, den Cephalopoden vor, und verläuft hier in einer Form, welche im Wesentlichen mit derjenigen der Vögel und Reptilien, wie der meisten Fische, identisch zu sein scheint. Bekanntlich ist diese Bildung einer Keimscheibe (*Blastodiscus*) bei den Cephalopoden schon 1844 von KÖLLIKER¹⁾ entdeckt und neuerdings von E. RAY-LANKESTER²⁾ und USSOW³⁾ auf Querschnitten studirt worden. Die Abbildung, welche RAY-LANKESTER (l. c. Taf. IV, Fig. 1 x) von einem Meridianschnitt durch die Keimscheibe eines Loligo-Eies giebt, scheint mir keinen Zweifel zu lassen, dass die Discogastrula sich auch hier bei den Cephalopoden, ganz ebenso wie bei den discoblastischen Wirbelthieren, durch Invagination bildet. Die linsenförmige Keimscheibe (*Discomorula*) verdünnt sich in der Mitte, während die Ränder sich verdicken, und hebt sich in der Mitte von dem darunter liegenden Nahrungsdotter ab (*Discoblastula*). Hierauf schlägt sich der verdickte „Randwulst“, das Properistom, nach innen um, wächst als secundäre Keimschicht (beginnendes Entoderm) zwischen den Nahrungsdotter und die primäre Keimschicht (Exoderm) centripetal hinein und bildet schliesslich mit letzterer zusammen eine flach kappenförmige zweiblättrige *Discogastrula*, welche darauf den ganzen Nahrungsdotter umwächst.

Die superficiale Furchung mit der Perigastrula scheint unter den Mollusken nicht vorzukommen.

IV. Gastrula und Eifurchung der Echinodermen.

Im Stamme der Echinodermen überwiegt ganz vorherrschend, soweit sich nach den bisherigen, immer noch relativ wenig zahlreichen Beobachtungen schliessen lässt, die primordiale Furchung und die Archigastrula. Die Keimung derselben, welche ganz dem primitiven, auf unserer Tafel VIII von *Gastrophysema* abgebildeten Typus entspricht, ist neuerdings bei den Asteriden von ALEX. AGASSIZ⁴⁾, bei den Holothuriern von KOWA-

1) KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich 1844.

2) E. RAY-LANKESTER, Observ. on the Development of the Cephalopoda. Quart. Journ. Micr. Sc. 1875. No. 57. Pl. IV, V.

3) M. USSOW, Zoologisch-embryologische Untersuchungen. Arch. f. Naturg. 1874. Bd. 40, S. 340.

4) ALEX. AGASSIZ, On the Embryology of the Starfish. Contributions etc. Vol. V, 1864.

LEVSKY¹⁾ genau verfolgt worden. Die Gastrulation eines Echiniden, des *Toxopneustes lividus*, habe ich selbst kürzlich in Ajaccio, gelegentlich der Untersuchungen, welche mein Reisegefährte, Herr Dr. OSCAR HERTWIG, über die Eibildung desselben anstellte, verfolgt, und mich dabei überzeugt, dass sie in nichts Wesentlichem von der primordialen Furchung und der Archigastrula-Bildung der Asteriden und Holothurien abweicht. Der Umstand, dass bei vielen Echinodermen die Einstülpung der Archiblastula nicht vollständig wird und zwischen Entoderm und Exoderm der Archigastrula ein ansehnlicher, mit klarer Flüssigkeit oder Gallertmasse („Gallertkern“, HENSEN) gefüllter Hohlraum, der Rest des Blastocoeloms, längere Zeit bestehen bleibt, ist natürlich nicht von Belang (Fig. 33 s). Dass die primordiale Furchung unter Echinodermen aller Gruppen weit verbreitet ist, lässt sich aus der Vergleichung der verschiedenen Larven- oder Ammenformen erschliessen.

Neben der vorherrschenden primordialen Furchung scheint bei vielen Echinodermen inaequale Furchung und Amphigastrula vorzukommen; insbesondere bei jenen Formen, welche der sogenannten „directen Entwicklung“ unterliegen und den ursprünglichen Generationswechsel sehr stark abgekürzt oder ganz verloren haben. Da hier offenbar keine ursprüngliche „directe Entwicklung“ vorliegt, sondern vielmehr eine cenogenetische Abkürzung und Fälschung des ursprünglichen palingenetischen Entwicklungsganges (— wie unter Anderem der „provisorische Larvenapparat“ der Embryonen bei der lebendig gebärenden *Amphiura squamata* deutlich beweist —), so ist von vornherein zu erwarten, dass auch die ursprüngliche Form der primordialen Eifurchung secundäre Modificationen erlitten haben wird. Wahrscheinlich wird sich hier bei Vielen im Laufe der Zeit eine mehr oder minder bedeutende Quantität von Nahrungsdotter gebildet haben und die Furchung mehr oder minder inaequal geworden sein. Zwar ist eine deutliche Amphigastrula bisher erst bei wenigen Echinodermen beobachtet worden, allein ihre weitere Verbreitung lässt sich aus den obigen Gründen vermuthen. Insbesondere dürften die lebendig gebärenden oder sonst in der Keimung vom gewöhnlichen Typus des Generationswechsels abweichenden Arten darauf zu untersuchen sein: unter den Asteriden *Uraster Mülleri*, *Echinaster Sarsii*, *Pteraster militaris*, *Amphiura squa-*

1) KOWALEVSKY, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Holothurien. Mém. Acad. Petersb. 1867.

mata und die verwandten viviparen Arten¹⁾; unter den Crinoiden wahrscheinlich viele Species; unter den Echiniden der lebendig gebärende *Anochanus chinensis* und verwandte Arten; unter den Holothuriern *Thelenota tremula*, *Phyllophorus urna*, *Synaptula vivipara* und vielleicht noch viele Andere. Die genaueste Darstellung der inaequalen Furchung hat kürzlich SELENKA von *Cucumaria doliolum* gegeben. Bei der Amphiblastula dieser Holothurie ist die Invagination ebenfalls nicht vollständig und zwischen Entoderm und Exoderm der Amphigastrula bleibt ein „glasheller Gallertkern zurück, welcher die Rolle eines ungeformten Nahrungsdotters spielt. Während hinten die Reste dieses Gallertkerns allmählig eingeengt und endlich durch Resorption ganz zum Verschwinden gebracht werden, bleibt im vorderen Drittel derselbe noch lange bestehen. Es kommt hier zur Bildung eines grossen Oeltropfens, welcher die Larve schwimmend an dem Meeresspiegel hält, den hinteren Pol nach unten gewendet. Erst später tritt ein Schwund dieses Gebildes und damit der Furchungshöhle überhaupt ein“²⁾.

Ob bei einigen von denjenigen Echinodermen, bei denen der palingenetische Gang der Keimung durch cenogenetische Anpassungen abgekürzt und gefälscht worden ist, die Ansammlung des Nahrungsdotters einen höheren Grad erreicht und somit zur discoidalen Furchung und zur Discogastrula hinüber führt, ist aus den bisherigen, sehr unvollständigen Beobachtungen nicht sicher zu ersehen; indessen keineswegs a priori unwahrscheinlich.

Dagegen ist es nicht wahrscheinlich, dass bei irgend einem Echinodermen die superficiale Furchung und die Perigastrula sich findet.

V. Gastrula und Eifurchung der Arthropoden.

Im Stamme der Arthropoden, sowohl bei den Crustaceen, wie bei den Tracheaten, scheint die primordiale Furchung und die Archigastrula nur in sehr wenigen Fällen rein conservirt zu sein. Wahrscheinlich findet sie sich noch heute bei einzelnen Crustaceen aus den Ordnungen der Branchiopoden und Copepoden, bei denen vor der ursprünglichen Nauplius-Form eine rasch vorübergehende zweiblättrige Keimform auftritt, welche als Archi-

1) Sars, Fauna littoralis Norvegiae. Vol. I, 1846, Taf. VI; Vol. II, 1856, Taf. VIII.

2) SELENKA, Embryologie von *Cucumaria doliolum*. Sitzungsber. der physik. medic. Soc. zu Erlangen. 1875.

gastrula zu betrachten ist¹⁾. Als solche ist wahrscheinlich auch der Keim der Tardigraden oder Arctischen zu deuten, welchen KAUFMANN beschrieben hat²⁾. Ebenso ist vielleicht auch der einfache, von Nahrungsdotter ganz entblösste Embryo der merkwürdigen Pteromalinen (Platygaster, Polynema, Ophioneurus, Teleas), welchen wir durch GANIN³⁾ kennen gelernt haben, als Archigastrula zu deuten und vermuthlich durch Invagination einer primordialen Archiblastula entstanden. Allerdings beschreibt GANIN die „totale Furchung“ dieser parasitischen Hymenopteren in abweichender Weise. Indessen dürfte dieser Unterschied entweder durch genauere histologische Untersuchung des Furchungsprocesses auszugleichen oder auf eine geringfügige cenogenetische Modification zurückzuführen sein. Möglich bleibt es immerhin, dass hier keine ursprüngliche Archigastrula-Bildung vorliegt, sondern eine eigenthümliche Modification der Eifurchung, welche durch den tertiären cenogenetischen Verlust des secundären, bei den Vorfahren der Pteromalinen noch vorhandenen Nahrungsdotters bedingt ist.

Ziemlich verbreitet unter den niederen Arthropoden, und jedenfalls viel häufiger als die primordiale, ist die inaequale Furchung und die daraus hervorgehende Amphigastrula. Unter den Crustaceen scheint dieselbe in den allermeisten Fällen aufzutreten, in denen der echte Nauplius noch heute conservirt ist; jene bedeutungsvolle Keimform, welche zuerst FRITZ MÜLLER in seiner ideenreichen Schrift „Für Darwin“ als Wiederholung der gemeinsamen Stammform aller Crustaceen nachgewiesen hat⁴⁾. Die Entstehung des Nauplius und der zweiblätterigen, der Gastrula entsprechenden Keimform scheint in der Mehrzahl der Fälle durch inaequale Furchung zu geschehen. Wird die Masse des Nahrungsdotters, die den Nauplius-Darm erfüllt, beträchtlich, so kann die inaequale Furchung bald in die discoidale, bald in die superficiale Furchung übergehen. Die genauesten Untersuchungen, die wir bisher über diesen Vorgang besitzen, namentlich diejenigen von ED. VAN BENEDEN und EMIL BESSELS⁵⁾, lassen vermuthen, dass hier

1) ED. VAN BENEDEN et EMIL BESSELS (l. c.).

2) JOSEPH KAUFMANN, Ueber die Entwicklung und system. Stellung der Tardigraden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 1851. Vol. III, S. 220, Taf. VI.

3) M. GANIN, Beiträge zur Erkenntniss der Entwicklungsgeschichte bei den Insecten. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 1869. Vol. XIX, Taf. 30—33.

4) FRITZ MÜLLER, Für Darwin. Leipzig 1864.

5) EDOUARD VAN BENEDEN et EMIL BESSELS, Sur la Formation du Blastoderme chez les Crustacés. Bulletins et Mémoires de l'Acad. Belge. 1868, 1869.

eine ziemlich ausgedehnte Stufenreihe von Uebergangsformen der inaequalen Eifurchung bestehen wird, welche sich einerseits unten an die frühere primordiale, oben an die spätere discoidale und superficiale Furchung anschliessen. Dasselbe ist auch von den niederen Tracheaten zu vermuthen, sowohl Insecten, als namentlich Spinnen. Auch hier scheinen manche (vorzüglich kleine Arten, deren kleine Eier wenig Nahrungsdotter enthalten) eine inaequale Eifurchung durchzumachen, die sich bald mehr an die primordiale, bald mehr an die discoidale, bald endlich unmittelbar an die superficiale Furchung anschliesst.

Wie weit die discoidale Furchung und die Discogastrula unter den Arthropoden verbreitet ist, lässt sich heutzutage noch nicht annähernd bestimmen. Nur so viel scheint sicher, dass sie sowohl unter den Crustaceen als unter den Tracheaten ziemlich häufig vorkommt, insbesondere bei grösseren, differenzirteren Formen, die einen ansehnlichen Nahrungsdotter erworben haben. Sie muss hier überall vorkommen, wo sich „an einem Pole des Eies eine Keimscheibe (*Blastodiscus*) bildet, welche den Nahrungsdotter umwächst, indem sie sich allmählich bis zu dem entgegengesetzten Pole hin ausdehnt“. So finden wir sie bei der Nauplius-Bildung von grösseren Crustaceen verschiedener Ordnungen (VAN BENEDEN et BESSELS l. c.). Vom Oniscus hat sie BOBRETZKY¹⁾ sehr genau beschrieben (Fig. 35, 36, 37). Ebenso sehen wir sie bei verschiedenen Tracheaten, insbesondere bei den Scorpionen verlaufen. Die Discogastrula des Scorpions, welche auf unserer Fig. 40 copirt ist, entspricht derjenigen der Vögel und Reptilien²⁾.

Die grösste Rolle spielt im Stamme der Gliederthiere, sowohl unter den Crustaceen, als unter den Tracheaten, die superficiale Furchung und die daraus resultirende Perigastrula (Fig. 38). Ja diese eigenthümliche Keimungs-Form ist sogar recht eigentlich für diesen Stamm charakteristisch und wir müssen es noch dahin gestellt sein lassen, ob dieselbe in einem der anderen Stämme (insbesondere bei den Würmern), in derselben ausgeprägten Form sich findet. Bei vielen niederen und bei der grossen Mehrzahl der höheren Crustaceen (namentlich der Malacostraken), bei den Poecilopoden (*Limulus*), bei der Mehrzahl der Arachniden und Myriapoden und namentlich bei den allermeisten Insecten scheint

1) BOBRETZKY, Zur Embryologie des *Oniscus murarius*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1874. Bd. XXIV, S. 178, Taf. XXI.

2) METSCHNIKOFF, Embryologie des Scorpions. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 1871, Vol. XXI, S. 204.

sich der Embryo auf diesem eigenthümlichen Wege zu entwickeln. Als die genauesten Beobachtungen, welche wir darüber besitzen, wurden bereits vorher diejenigen von BOBRETZKY¹⁾, E. VAN BENEDEN und BESSELS (l. c. l. c.), WEISMANN²⁾ und KOWALEVSKY³⁾ hervorgehoben. Aber auch die Angaben von CLAPARÈDE⁴⁾ METSCHNIKOFF und vielen anderen Beobachtern lassen sich wohl auf jene zurückführen.

Soweit man nach den zahlreichen, gegenwärtig vorliegenden — allerdings bei dem ungeheuren Umfang des Arthropoden-Stammes immer noch relativ spärlichen — Angaben urtheilen darf, ist die echte superficiale Furchung mit derjenigen Perigastrula-Bildung, welche ich von Peneus geschildert habe (Taf. VI) unter den höheren Crustaceen und Tracheaten allerdings die vorherrschende Form. Allein es scheinen unter den zahlreichen Modificationen derselben auch viele Zwischenformen vorzukommen, welche als vermittelnde Uebergänge theils zwischen der superficialen und discoidalen, theils zwischen der superficialen und inaequalen, theils zwischen der superficialen und primordialen Furchung zu deuten sind. Selbst bei nahe verwandten Gliederthieren finden sich in dieser Beziehung höchst auffallende Unterschiede vor, wie schon VAN BENEDEN und BESSELS (l. c.) mit Recht hervorgehoben haben. Sie fanden z. B. bei verschiedenen Species des Genus Gammarus die Furchung und das Verhalten des Nahrungsdotters höchst verschieden.

Aus diesen Gründen dürfen wir schliessen, dass die superficiale Furchung und die Perigastrula-Bildung der Arthropoden bald direct aus der primordialen, bald indirect aus der discoidalen, oder aus der inaequalen Furchung (wie sie bei anderen Thieren dieses Stammes vorkommt) sich phylogenetisch entwickelt hat. Da wir aber sowohl die discoidale als die inaequale Furchung als secundäre Processe nachgewiesen haben (aus der primordialen Furchungsform durch cenogenetische Abänderungen entstanden), so werden wir auch die superficiale Furchung direct oder indirect auf letztere zurückzuführen haben. Sehr oft wird die superficiale Furchung

1) BOBRETZKY, Russische Abhandlungen über Ontogenie der Arthropoden. Kiew 1873.

2) WEISMANN, Die Entwicklung der Dipteren. Leipzig 1864.

3) KOWALEVSKY, Embryol. Studien an Würmern und Arthropoden. (Mém. Acad. Petersb. 1871.

4) ED. CLAPARÈDE, Recherches sur l'évolution des Araignées. Genève 1862. Studien an Acariden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 1868. Vol. XVIII, S. 488.

aus der primordialen direct entstanden sein, indem der im Centrum der Eizelle angesammelte Nahrungsdotter sich an der Theilung des peripherischen Bildungsdotters zu betheiligen aufhörte.

VI. Gastrula und Eifurchung der Wirbelthiere.

Im Stamme der Vertebraten ist die Eifurchung und die daraus resultirende Keimblätterbildung seit mehr als einem halben Jahrhundert von zahlreichen Beobachtern auf das Genaueste untersucht worden, und es sind darüber mehr verschiedene und eingehende Darstellungen veröffentlicht worden, als über die ersten Keimungs-Vorgänge in allen übrigen Thierstämmen zusammengekommen. Ja die betreffenden Verhältnisse der Wirbelthiere bildeten eigentlich noch bis vor wenigen Jahren den Mittelpunkt der gesammten Keimblätter-Theorie; und als man dann anfang, diese auch auf die Wirbellosen auszudehnen, lieferten die Vertebraten das ausgebildete Schema, von welchem ausgehend man die verschiedenen Verhältnisse der Wirbellosen zu beurtheilen versuchte. Bekanntlich haben viele Zoologen noch bis vor zehn Jahren die Bildung und Sonderung der Keimblätter überhaupt als einen den Wirbelthieren eigenthümlichen Differenzirungs-Process aufgefasst. Als man dann aber auch bei den Wirbellosen diesen Vorgang in grosser Ausdehnung nachzuweisen begann, war es ein verhängnissvoller Umstand, dass man die am häufigsten und am genauesten untersuchte Keimung des Hühnchens zum Ausgangspunkt wählte. Die hier auftretende discoidale Furchung und Discogastrula-Bildung, eine sehr stark modificirte secundäre Keimungsform, wurde unglücklicher Weise als Erklärungs-Basis für die viel einfacheren, primären Keimungsformen niederer Thiere hingestellt und das Verhältniss des kleinen Bildungsdotters zum grossen Nahrungsdotter völlig verkehrt aufgefasst. Die wichtigsten Keimungsprocesse, die Bildung der Blastula und die Entstehung der Gastrula durch Invagination der letzteren wurden dabei ganz übersehen. und erst in neuester Zeit gelang es, diese auch hier nachzuweisen.

Soweit sich gegenwärtig die Keimungsverhältnisse der Vertebraten übersehen lassen, finden wir von den vier Hauptformen der Eifurchung und Gastrulation die superficiale hier gar nicht vor, die primordiale nur beim Amphioxus. Dagegen findet sich die inaequale Furchung bei den Cyclostomen, Amphibien, Ganoiden, Marsupialien (?) und Placentalien (wahrscheinlich auch bei den

Dipneusten); die discoidale Furchung bei den Selachiern, Teleostiern, Reptilien, Vögeln und Monotremen (?).

Die ursprüngliche reine Form der primordialen Furchung und die daraus hervorgehende Archigastrula hat unter den Wirbelthieren bis auf den heutigen Tag einzig und allein der *Amphioxus* getreu conservirt (Taf. III, Fig. 41—44). Wie wir durch KOWALEVSKY'S epochemachende Entdeckung 1866 erfahren haben, durchläuft das Ei dieses ältesten Wirbelthieres eine vollkommen reguläre totale Furchung, die sich in keiner Weise von derjenigen anderer archiblastischer Eier unterscheidet¹⁾. Aus der Archimorula entsteht eine echte Archiblastula (Fig. 41); diese stülpt sich unipolar ein (Fig. 42); das eingestülpte Entoderm legt sich an das nicht eingestülpte Exoderm an (Fig. 43) und wir erhalten somit eine ellipsoide Archigastrula (Fig. 44). Wie wir den *Amphioxus* aus vergleichend-anatomischen Gründen als den letzten überlebenden Repräsentanten einer untergegangenen formenreichen Classe von schädellosen Wirbelthieren (*Acrania*) betrachten müssen, so müssen wir auch aus vergleichend-ontogenetischen Gründen den Schluss ziehen, dass die von ihm conservirte primordiale Furchung diesen letzteren (wenigstens zum Theil) gemeinsam war.

Aus der primordialen Furchung und der Archigastrula der Acranier, welche unter den Wirbelthieren der Gegenwart nur noch der *Amphioxus* besitzt, hat sich zunächst die inaequale Furchung und die Amphigastrula entwickelt, welche wir bei vielen niederen Wirbelthieren in bemerkenswerther Uebereinstimmung antreffen: bei den Cyclostomen, den Ganoiden und den Amphibien, höchstwahrscheinlich auch bei den Dipneusten. Die inaequale Furchung der Cyclostomen hat zuerst MAX SCHULTZE²⁾ von *Petromyzon* beschrieben (Fig. 45—48); vermuthlich wird sich dieselbe Form auch bei den Myxinoiden finden, deren wichtige Keimesgeschichte leider noch ganz unbekannt ist. Die Amphimorula von *Petromyzon* (Fig. 46) zeigt eine geräumige Keimhöhle (*s*), deren gewölbte Decke von der animalen Hemisphäre, deren vertiefter Boden von der vegetativen Hemisphäre der Furchungszellen gebildet wird. Bei der daraus hervorgehenden Amphiblastula (Fig. 47) ist die Keimhöhle (*s*) noch bedeutend erweitert, während schon die Einstülpung des Urdarms beginnt (*a*). Später verschwindet

1) A. KOWALEVSKY, Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus*. Mém. Acad. Petersb. 1867. Tom. XI. No. 4.

2) MAX SCHULTZE, Die Entwicklungsgeschichte von *Petromyzon Planeri*. Haarlem 1856.

mit der fortschreitenden Einstülpung des Urdarms die Furchungshöhle ganz und die typische Amphigastrula ist fertig (Fig. 48). Der Urmund der letzteren oder der „Rusconi'sche After“ (*o*) geht nach MAX SCHULTZE, „bestimmt in den definitiven After des Embryo über“.

Ueber die inaequale Furchung der Ganoiden besitzen wir bis jetzt bloss die vorläufige Mittheilung, welche KOWALEVSKY, OWSJANNIKOW und WAGNER über die Keimung der Störe 1869 gegeben haben. Demnach stimmt dieselbe im Wesentlichen mit derjenigen des Petromyzon und der Amphibien überein. Auch die Amphigastrula des Accipenser scheint von derjenigen des Petromyzon und der Amphibien nicht wesentlich verschieden zu sein¹⁾.

Am längsten bekannt und am genauesten untersucht ist die inaequale Furchung bei den Amphibien, über welche vor allen die höchst sorgfältigen Beobachtungen von REMAK²⁾ und GOETTE³⁾ vollständigen Aufschluss gegeben haben (Fig. 51—53). Als Eigen thümlichkeiten derselben sind besonders hervorzuheben: das lange Bestehen der Furchungshöhle (*s*) neben der Urdarmhöhle (*a*), welche zum grössten Theile mit Dotterzellen ausgefüllt ist, und deren Urmund (*o*) durch den BAER'schen Dotterpfropf (gewöhnlich mit Unrecht nach ECKER benannt) ausgefüllt wird. Daher ist eine scharfe Grenze weder zwischen der Amphimorula (Fig. 51) und der Amphiblastula (Fig. 52), noch zwischen dieser letzteren und der Amphigastrula (Fig. 53) zu ziehen.

Eine ganz eigenthümliche Modification der inaequalen Furchung und der Amphigastrula-Bildung scheinen die Säugethiere darzubieten. Seit den ersten genauen Beobachtungen, welche uns BISCHOFF⁴⁾ über die Eifurchung der Säugethiere gegeben hat, nimmt man allgemein an, dass dieselbe als „reguläre totale Furchung“ verläuft, in derselben primordialen Form, welche unter den Wirbelthieren sonst nur beim Amphioxus zu finden ist. Als Endproduct der wiederholten Eitheilung wird eine reguläre Archimorula geschildert, ein solider kugeliger Zellenhaufen, der aus

1) A. KOWALEVSKY, P. OWSJANNIKOW und N. WAGNER, Die Entwicklungsgeschichte der Störe. Bulletin Acad. Petersb. 1870. Tom. XIV, S. 318.

2) ROBERT REMAK, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. 1855. Taf. IX.

3) ALEXANDER GOETTE, Entwicklungsgeschichte der Unke (Bombinator). 1875. Taf. I, II.

4) BISCHOFF, Entwicklungsgeschichte des Kaninchen-Eies. 1842. — des Hunde-Eies. 1845.

lauter gleichartigen Zellen zusammengesetzt ist¹⁾). Aus diesem soll dann eine reguläre „Keimblase oder *Vesicula blastodermica*“, also eine Archiblastula entstehen, indem im Innern desselben sich Flüssigkeit ansammelt und sämtliche Zellen zur Bildung einer einschichtigen Wand der Hohlkugel zusammentreten²⁾). Wäre diese „Keimblase“ der Säugethiere wirklich, wie man fast allgemein annimmt, der einfachen Archiblastula des Amphioxus, der Ascidien und anderer archiblastischer Thiere homolog, so müsste der mit klarer Flüssigkeit gefüllte Hohlraum die Furchungshöhle sein. Nun ist derselbe aber vielmehr, wie sich aus der späteren Entwicklung zweifellos ergibt, die Höhle des mit Flüssigkeit gefüllten Dottersacks, oder — mit anderen Worten — die Urdarmhöhle. Unmöglich aber kann sich die Furchungshöhle, welche zwischen Exoderm und Entoderm liegt, unmittelbar in die ganz davon geschiedene, bloss vom Entoderm umschlossene Urdarmhöhle umwandeln.

In der That liegen aber die Furchungs-Verhältnisse der Säugethiere nicht so einfach, wie man bisher annahm, sondern vielmehr ziemlich complicirt. Das lässt sich schon a priori erwarten aus dem Verwandtschafts-Verhältniss der Säugethiere zu den übrigen Vertebraten. Unmöglich können die Mammalien als höchst entwickelte Classe des Stammes den ursprünglichen einfachsten Process der primordialen Furchung bis heute conservirt haben, den allein der Amphioxus noch besitzt, während alle übrigen Wirbelthiere modificirte Furchungsformen zugleich mit dem Nahrungsdotter erworben haben. Auch ist ja in der That die Archigastrula, die das Resultat der primordialen Furchung sein müsste, nirgends bei den Säugethieren nachzuweisen und ich habe desshalb schon in der Anthropogenie (S. 166) ihre Eifurchung als „pseudototale“ bezeichnet. Ausserdem lässt sich aber schon aus den wenigen und lückenhaften Beobachtungen, die überhaupt über die Furchung der Säugethiere vorliegen, mit Sicherheit schliessen, dass hier nirgends primordiale, sondern überall abgeleitete und modificirte Furchungs-Verhältnisse sich finden.

Leider sind die höchst wichtigen Vorgänge, welche die Eifurchung der Säugethiere begleiten, bisher noch viel zu wenig erforscht, und neue, umfangreiche und mit Rücksicht auf die leitende

1) Die angebliche Archimorula des Säugethieres ist von BISCHOFF abgebildet: „Kaninchen-Ei“ Taf. IV, Fig. 28, 30; „Hunde-Ei“ Taf. II, Fig. 16, 19.

2) Die angebliche Archiblastula des Säugethieres ist von BISCHOFF abgebildet: „Kaninchen-Ei“, Taf. VI, Fig. 35, 36; Taf. VII, Fig. 37.

Gastraea-Theorie angestellte Untersuchungen sind das dringendste Bedürfniss. Von den drei Hauptgruppen der Säugethiere sind die beiden niederen, Monotremen und Didelphien, überhaupt noch gar nicht auf die Furchung untersucht, und nur über einige wenige Placentalien besitzen wir unvollständige und unzureichende Beobachtungen. Von den grossen Eiern der Monotremen, die einen mächtigen Nahrungsdotter besitzen, lässt sich mit Sicherheit vermuthen, dass sie discoidale Furchung besitzen und eine Discogastrula bilden werden wie die Vögel und Reptilien. Dasselbe gilt vielleicht auch von einem Theile der Marsupialien (?), während ein anderer Theil derselben (und wohl die grosse Mehrzahl) sich vermuthlich an die Placentalien anschliessen wird. Die Placentalien der Gegenwart besitzen wahrscheinlich sämmtlich inaequale Furchung und bilden eine eigenthümlich modificirte Amphigastrula. Man könnte versucht sein, diese unmittelbar von derjenigen der Amphibien abzuleiten, da ja die Säugethiere überhaupt — direct oder indirect — jedenfalls als Descendenten der Amphibien aufzufassen sind. Viel wahrscheinlicher ist es aber, dass die Amphigastrula der Placentalien (und Didelphien?) durch Rückbildung — insbesondere durch Reduction und Verflüssigung des Nahrungsdotters — aus der Discogastrula der Monotremen und somit die inaequale Furchung der ersteren nicht primär, sondern tertiär aus der secundären discoidalen Furchung der letzteren entstanden sein wird.

Dass in der That die Eifurchung der Placentalien die inaequale und nicht die primordiale ist, lässt sich schon aus den Angaben und Abbildungen von BISCHOFF über die Keimung des Meerschweinchens und des Rehes entnehmen. Bereits in frühen Stadien der Furchung treten hier Furchungszellen von sehr ungleicher Grösse und Beschaffenheit neben einander auf¹⁾. Aber auch schon die früheren Beobachtungen desselben Forschers über die Keimung des Kaninchens und des Hundes führen zu demselben Schlusse. Denn jener bekannte hüelförmige oder halbkugelige „Rest von dunkeln Furchungskugeln an einer Stelle der Innenfläche der hellen Keimblase“ beweist allein schon, dass diese „Vesicula blastodermica“ keine wahre primäre Archigastrula, sondern eine modificirte secundäre oder tertiäre Amphiblastula ist, und dass schon während des Furchungsprocesses eine Differenzi-

1) BISCHOFF, Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens, 1852. (Taf. I, Fig. 7—12). — des Rehes, 1854 (Taf. I, Fig. 5—10).

rung zwischen zweierlei Zellen, kleineren, hellen, animalen (Exoderm-) Zellen, und grösseren, dunkeln, vegetativen (Entoderm-) Zellen eingetreten ist. Daraus lässt sich dann auch ferner schliessen, dass die Annahme einer Spaltung oder Delamination des Blastoderms in die beiden primären Keimblätter unbegründet ist.

Meines Wissens hat bis jetzt nur ein einziger Beobachter diese wichtigen Verhältnisse in der inaequalen Furchung des Säugethier-Eies richtig ins Auge gefasst und den Weg angedeutet, auf welchem das schwierige Verständniss der eigenthümlichen Säuger-Furchung gesucht werden muss. In der kurzen vorläufigen Mittheilung, welche ALEXANDER GOETTE „Zur Entwicklungsgeschichte des Kaninchens“ 1869 veröffentlichte, sagt derselbe wörtlich Folgendes: „An Eiern von 2—3 Mm. Durchmesser sah ich an der Innenfläche der hellen Keimblase einen dunkeln Fleck, oder den eigentlichen Zellenhaufen, und in weitem Umfang um denselben einen hellen Hof, welcher von einer dünnen Zellenanhäufung herührt (vegetatives Blatt der Keimblase der Autoren). Von dem kreisförmigen Rande dieser zarten Schichte wächst alsdann ein Ring gegen das Innere der Keimblase vor und schliesst sich bald zu einer continuirlichen Haut, welche sich an jene Zellschichte, aus deren Umschlage sie hervorging, anlegt.“¹⁾ Offenbar ist dies ganz derselbe Vorgang, den ich oben vom discoblastischen Teleostier-Ei (Taf. IV und V) näher geschildert habe. Der Unterschied ist nur der, dass statt des soliden grossen Nahrungsdotters hier die mit Flüssigkeit gefüllte Keimblase der Säugethiere sich findet. Diese sogenannte Keimblase ist aber nicht homolog der wahren primären Archiblastula, sondern vielmehr als eine secundäre Amphiblastula aufzufassen, vielleicht sogar richtiger als eine Discoblastula, bei welcher der hügelförmig innen vorspringende „Rest von dunkeln Furchungskugeln“ die Grundlage des Fruchthofs, den wahren Blastodiscus darstellt. Wie GOETTE in seiner Keimesgeschichte der Unke wohl richtig bemerkt (S. 144) „muss man sich dazu die Dotterzellenmasse des holoblastischen Eies nachträglich aufgelöst und verflüssigt denken“, und man muss ferner annehmen (S. 866 Anm.), „dass die während der Auflösung des Nahrungsdotters secundär entstehende einschichtige Keimblase in keiner unmittelbaren Beziehung zur Gastrula steht, sondern eine von dem eigentlichen Eie sich ablösende zellige Eihülle darstellt,

1) ALEXANDER GOETTE, Centralblatt für die medic. Wissensch. Berlin 1869. No. 55.

welche auch thatsächlich in der Bildung des Chorion aufzugehen scheint“. Die Abbildung, welche BISCHOFF (l. c. Tab. II, Fig. 19—24) von der Blastula und Gastrula des Hunde-Eies giebt, scheint diese Auffassung lediglich zu bestätigen. Offenbar entsteht auch hier die eigenthümliche Amphigastrula durch Invagination aus der Amphiblastula; und höchst wahrscheinlich gilt dies für den Menschen ebenso wie für alle übrigen Placentalthiere. Ich fasse demnach die inaequale Eifurchung der Placentalien (die ich in der Anthropogenie als „pseudototale“ bezeichnet habe) als eine besondere Modification auf, welche durch Verflüssigung und Rückbildung des Nahrungsdotters phylogenetisch aus der discoidalen Furchung der Monotremen und überhaupt der älteren Vorfahren der Säugethiere (insbesondere der Protamnien) entstanden ist. Demgemäss ist auch die Amphigastrula der Placentalien aus der Discogastrula der Monotremen (resp. der Promammalien) phylogenetisch hervorgegangen.

Die grösste Rolle spielt im Stamme der Wirbelthiere die discoidale Furchung und die daraus hervorgehende Discogastrula (Taf. IV und V). Die grosse Mehrzahl aller jetzt lebenden Vertebraten scheint diesem Furchungsprocesse unterworfen zu sein, nämlich: alle echten Fische mit Ausnahme der Ganoiden (also sämtliche Selachier und Teleostier), wahrscheinlich ein Theil der Amphibien (Salamandra?), und die umfangreichen Klassen der Reptilien und Vögel, vermuthlich auch die Monotremen und ein Theil der Didelphien (?). Bei weitem am häufigsten und genauesten ist der Furchungs-Process hier beim Hühnchen untersucht worden, und dieser Umstand war insofern sehr verhängnissvoll, als gerade dieses Object zu den schwierigsten gehört. Daher ist die grosse Mehrzahl aller Untersuchungen über die Keimblätter des bebrüteten Hühnchens fehl gegangen. Erst in neuester Zeit ist es den sorgfältigen Untersuchungen von GOETTE¹⁾ und RAUBER²⁾ gelungen, auch hier das wahre Sachverhältniss klar zu erkennen und auf die Gastrulabildung durch Einstülpung zurückzuführen; sowie die wesentliche Uebereinstimmung nachzuweisen, die in der Gastrulabildung der Vögel und der Fische besteht. Uebrigens hat schon vor 22 Jahren der Strassburger Embryologe LERE-

1) ALEXANDER GOETTE, Die Bildung der Keimblätter und des Blutes im Hühner-Ei. Arch. für mikr. Anat. 1874. Bd. X, S. 145.

2) A. RAUBER, Ueber die embryonale Anlage des Hühnchens. II. Die Gastrula des Hühnerkeims. Berlin. Medicin. Centralblatt 1874 No. 50. 1875 No. 4, 17.

BOULLET die Gastrulabildung bei den meroblastischen Fisch-Eiern richtig erkannt und hat die Discogastrula der Knochenfische (z. B. vom Hecht) ganz klar beschrieben und abgebildet (Taf. III, Fig. 50)¹⁾.

Wenn man von diesem, nunmehr endgültig gewonnenen festen Boden aus die zahlreichen und sehr divergirenden, oft sich direct widersprechenden Angaben der Autoren über die Eifurchung der discoblastischen Wirbelthiere vergleicht, so gewinnt man die Ueberzeugung, dass auch hier wieder unter der Fülle mannichfaltiger Erscheinungen überall ein und derselbe discoidale Keimungs-Process, die Bildung der Discogastrula, verborgen ist. Theils die Schwierigkeit des Objectes, theils die mangelhaften Untersuchungsmethoden der Beobachter, theils und vor Allem aber der Mangel der leitenden phylogenetischen Gesichtspunkte, welche durch die Gastraea-Theorie gegeben sind, verschulden hier die Masse der Irrthümer, mit denen die bezügliche umfangreiche Literatur angefüllt ist. Die Schwierigkeiten, alle die verschiedenen Vorgänge, die hier bei den verschiedenen discoblastischen Wirbelthier-Eiern vorkommen sollen, auf die fundamentale Entstehung der Discogastrula durch Invagination der Discoblastula (Taf. IV und V) zurückzuführen, sind vom Standpunkte der Gastraea-Theorie aus nicht grösser, als die leicht lösbaren Schwierigkeiten, welche sich der Zurückführung aller verschiedenen Formen der amphiblastischen Keimung auf die ursprüngliche Urform der archiblastischen Keimung entgegenstellen. Dabei ist noch besonders zu berücksichtigen, dass die verschiedenen Modificationen der Discogastrula-

1) LEREBoulLET, Recherches d'Embryologie comparée sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'Ecrevisse. Mém. de l'Acad. des sc. (sav. étrang.). Paris 1853. Tom. XVII. Brochet, Pl. I, Fig. 17—27. Die Entstehung der Discoblastula des Hechtes durch Einstülpung ist hier ganz deutlich mit folgenden Worten beschrieben (p. 488): „Vers la fin du premier jour le germe embryonnaire a pris la forme d'une vésicule plus ou moins aplatie, reposant sur le vitellus („Discoblastula“!). Pendant la première moitié du second jour la vésicule blastodermique s'aplatit de plus en plus; ses deux parois opposées se touchent, et elle se moule comme une sereuse autour de la portion de l'oeuf, qu'elle recouvre, comme le ferait un verre de montre. Cette nouvelle calotte est d'abord plus épaisse à son centre; mais, quand elle commence à s'étendre, en s'aplatissant de plus en plus, c'est le contraire qui a lieu: sa partie centrale s'amincit, tandis que son rebord circulaire devient plus épais et forme un véritable bourrelet autour de l'oeuf. On peut encore, à cette époque, reconnaître et séparer les deux feuilletts qui composent la calotte blastodermique („Discogastrula“!).

bildung bei den verschiedenen discoblastischen Wirbelthieren eine zusammenhängende Stufenleiter darstellen, welche sich unten unmittelbar an die Amphigastrula der amphiblastischen Vertebraten anschliesst, während sie oben (bei unverhältnissmässig grossem Nahrungsdotter) eine ganz davon verschiedene eigenthümliche Keimungsform zu bilden scheint. Während dort noch der Nahrungsdotter am Furchungsprocesse mehr oder minder Antheil nimmt, ist er hier zuletzt ganz davon ausgeschlossen.

Bei den Selachiern entsteht offenbar die Discogastrula durch Invagination der Discoblastula (Taf. III, Fig. 49); wir können dies aus BALFOUR'S wichtigen Mittheilungen über die Ontogenie der Haifische schliessen, obwohl dieser Autor eine eigentliche „Involution“ hier nicht zugiebt¹⁾. Ebenso lassen sich die sehr mannichfaltigen und widersprechenden Angaben über die Keimung der Teleostier bei sorgfältiger kritischer Vergleichung sämmtlich auf die discoide Furchung zurückführen, wie ich sie oben vom Gadoiden-Ei beschrieben habe (Taf. IV und V). Unter allen Autoren hat GOETTE hier den Keimungs-Process am richtigsten (vom Forellen-Ei) beschrieben. „Nach beendigter Furchung bilden die Zellen des Keimes eine linsenförmige Scheibe, welche in einer entsprechenden Vertiefung des Dotters ruht („Discomorula“, vergl. auf Taf. IV meine Fig. 59, 60, 73). Darauf verdünnt sich die Mitte des Keimes und löst sich vom Dotter, so dass zwischen beiden die Keimhöhle entsteht („Discoblastula“, Fig. 61, 62, 74). Dann schlägt sich der Rand des Keimes auf einer Seite nach unten um und breitet sich an der unteren Fläche des Keimes aus. Dasselbe geschieht später an der übrigen Peripherie. So besteht der Keim aus zwei Schichten, welche im verdickten Rande zusammenhängen („Discogastrula“, Fig. 63—66, 75, 76). Wo jener Umschlag begann, bildet sich die Embryonal-Anlage, indem die tiefere Schicht sich in zwei Blätter sondert, so dass dort im Ganzen drei Blätter über einander liegen“²⁾. Durch diese vollkommen naturgetreue Darstellung GOETTE'S, die mit meinen eigenen Beobachtungen über verschiedene Teleostier-Eier völlig übereinstimmt, sind alle die übrigen abweichenden Angaben anderer Autoren über die Keimung der Knochenfische erledigt, so insbesondere diejenigen von CARL

1) BALFOUR, Development of the Elasmobranch Fishes. Quart. Journ. of Mikr. Sc. 1874. No. LVI.

2) ALEXANDER GOETTE, Der Keim des Forellen-Eies. Berlin. medicin. Centralbl. 1869, No. 26. Ausführliche Darstellung im Arch. f. mikr. Anat. 1873, Bd. IX, S. 683. Taf. XXVII.

VOGT¹⁾, KUPFFER²⁾, VAN BAMBECKE³⁾, RIENECK⁴⁾, OELLACHER⁵⁾, STRICKER⁶⁾ u. s. w. Unter diesen Mittheilungen sind diejenigen KUPFFER'S von besonderem Interesse und stimmen auch in vielen Beziehungen mit unseren eigenen Beobachtungen überein; die Discogastrula von Gasterosteus ist daselbst abgebildet auf Taf. XVI, Fig. 1—3; von Gobius auf Taf. XVII, Fig. 16—20. Die discoidale Furchung und die Discogastrula-Bildung der Reptilien ist bisher noch nicht genauer untersucht; indessen kann es a priori nicht zweifelhaft sein, dass dieselbe im Wesentlichen völlig mit der Keimung der nahverwandten Vögel übereinstimmen wird. Ueber diese haben uns, wie schon angeführt, erst die neuesten Untersuchungen von GOETTE⁷⁾ und RAUBER⁸⁾ (l. c.) einen völlig befriedigenden Aufschluss gegeben, indem sie auch hier, ganz wie bei den Teleostiern, die Entstehung der Discogastrula durch Invagination der Discoblastula nachgewiesen haben (Fig. 54). Dadurch sind auch hier alle die zahlreichen entgegenstehenden Angaben anderer Beobachter in einem, der Gastraea-Theorie vollkommen entsprechenden Sinne erledigt, so insbesondere diejenigen von REMAK⁹⁾,

1) CHARLES VOGT, Embryologie des Salmones. Neuchâtel 1842.

2) KUPFFER, Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV, 1868. S. 209, Taf. XVI—XVIII.

3) VAN BAMBECKE, Embryogénie des poissons etc. Compt. rend. Tom. 74. No. 16.

4) RIENECK, Ueber die Schichtung des Forellen-Keims. Arch. f. mikr. Anat. 1869. Bd. V, S. 356. Taf. XXI.

5) OELLACHER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1873. Bd. XXII, S. 371. Bd. XXIII, S. 1.

6) SALOMON STRICKER, Handbuch der Gewebelehre. 1872. S. 1211.

7) GOETTE, Die Bildung der Keimblätter im Hühner-Ei. 1874 (l. c. S. 162): „Ein Theil der aus der Dotter-Theilung hervorgehenden Zellen sondert sich zu einer primären Keimschicht ab („Discomorula“), welche bei ihrer Ausbreitung sich verdünnt, dabei einen dickeren Rand erhält („Discoblastula“) und darauf von diesem durch eine Art von Umschlag nach unten und innen („Invagination“) die secundäre Keimschicht erzeugt („Discogastrula“).

8) RAUBER, Die Gastrula des Hühnerkeims (l. c.) betont zum ersten Male gehörig die Bildung der wahren Discoblastula der Vögel, als einer wirklichen „Keimblase“, deren untere Hälfte der oberen sich nähert und anschmiegt (l. c.). His, der anfangs diese richtige Auffassung RAUBER'S auf das heftigste bekämpfte, suchte später, nachdem er sich von ihrer Richtigkeit überzeugt hatte, sie ersterem zu entziehen und als sein Eigenthum auszugeben! Vergl. die beiderseitigen Erklärungen im Berlin. medic. Centralblatt 1875.

9) REMAK, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. 1850

HIS¹⁾, PEREMESCHKO²⁾, OELLACHER³⁾, SCHENK⁴⁾, KÖLLIKER⁵⁾ und vielen anderen Autoren. Unter sich in vielfachem und unvereinbarem Widerspruche, konnten diese letzteren auch mit der Gastraea-Theorie nicht zusammenstimmen.

Die gleiche discoidale Furchung und Discogastrula-Bildung wie die Fische, Reptilien und Vögel werden voraussichtlich auch die Monotremen unter den Säugethieren besitzen und vielleicht auch ein Theil der Didelphien. Aus dieser Keimungsform wird diejenige der Placentalien durch Verflüssigung und Rückbildung des Nahrungsdotters hervorgegangen sein. Dass auch die inaequale Furchung und die Amphigastrula-Bildung der Placentalien (mit Inbegriff des Menschen) demgemäss ursprünglich auf Invagination einer Blastula (oder Blastosphaera) zurückzuführen ist, wurde bereits vorher (S. 133) gezeigt und soll hier schliesslich nochmals ausdrücklich hervorgehoben werden.

Während so bei den Vertebraten die discoidale Furchung und die Discogastrula die grösste Bedeutung besitzt, fehlt die superficiale Furchung und die Perigastrula in diesem Stamme ganz; ein sehr charakteristischer Gegensatz zu den Arthropoden, bei denen umgekehrt diese letzte Form der Eifurchung und Gastrulation die grösste Rolle spielt. In allen Fällen aber lassen sich diese cenogenetischen Formen der Gastrulation direct oder indirect (durch Vermittelung der inaequalen Furchung und Amphigastrula-Bildung) auf die ursprüngliche, palingenetische Form der primordialen Furchung und der Archigastrula-Bildung zurückführen.

12. Die phylogenetische Bedeutung der fünf ersten ontogenetischen Entwicklungsstufen.

I. Das Moner und die Monerula.

Wenn die Descendenz-Theorie wahr ist, wenn die tausendfältigen Formen der Organismen nicht durch übernatürliche Schöpfung, sondern durch natürliche Entwicklung aus gemeinsamen

1) HIS, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. 1868.

2) PEREMESCHKO, Ueber die Bildung der Keimblätter im Hühner-Ei. Wien. Akadem. Sitzungsber. 1868.

3) OELLACHER, Untersuchungen über die Furchung und Blätterbildung im Hühner-Ei. Wien 1870.

4) SCHENK, Vergleichende Embryologie der Wirbelthiere. Wien 1874.

5) KÖLLIKER, Zur Entwicklung der Keimblätter im Hühner-Ei. Würzburger Verhandl. 1874. Neue Folge Bd. VIII.

einfachen Stammformen entstanden sind, so existirt auch jener innige Causal-Nexus zwischen Ontogenie und Phylogenie, welcher in unserem biogenetischen Grundgesetze seinen präzisen Ausdruck findet. Jede Keimform ist dann ursächlich auf eine frühere Stammform zu beziehen; und zwar ist die erstere eine mehr oder minder treue Wiederholung der letzteren, wenn die Keimesgeschichte vorwiegend palingenetisch ist; hingegen wird die Zurückführung der Keimform auf die entsprechende Stammform mehr oder minder schwierig sein, wenn der ontogenetische Process vorwiegend cenogenetisch verläuft. In allen Fällen aber wird es möglich sein, bei richtiger kritischer Beurtheilung der palingenetischen und cenogenetischen Verhältnisse, die verschiedenen Keimformen der verwandten Organismen auf ursprüngliche gemeinsame Stammformen zurückzuführen.

Von diesem phylogenetischen Gesichtspunkte aus betrachtet gewinnt die Untersuchung der ontogenetischen Thatsachen, welche uns die Eifurchung und die Gastrulation der Thiere darbietet, ein ausserordentliches Interesse. Denn sie führt uns zur Erkenntniss der ältesten und ursprünglichsten Entwicklungs-Verhältnisse des Thierreichs in jener altersgrauen laurentischen Urzeit hinab, über deren primordiale Fauna uns keine Versteinerungen Aufschluss geben können. Sie gewährt uns die Möglichkeit, den zusammenhängenden und ununterbrochenen Entwicklungsgang aller Thierformen bis zum ältesten, durch Urzeugung entstandenen Moner hinab zu verfolgen. Sie eröffnet uns zugleich die Möglichkeit, die Formverwandtschaft der Thiere nicht bloss innerhalb der „Typen“ oder „Phylen“ annähernd festzustellen, sondern auch darüber hinaus den gemeinsamen ursprünglichen Zusammenhang der verschiedenen Typen an ihrer Wurzel zu erkennen und so durch die Gastrula ein natürliches monophyletisches System des Thierreichs vorzubereiten. Gerade darin liegt ja, wie ich schon früher (im 5. und 6. Abschnitte) gezeigt habe, die hohe allgemeine Bedeutung der Gastraea-Theorie.

Die Reihe von zusammenhängenden monistischen Vorstellungen, welche hierbei für meine monophyletische Auffassung des Thierreichs maassgebend sind, habe ich bereits in früheren Schriften so ausführlich erläutert, dass es unnöthig ist, dieselben hier nochmals zu wiederholen. Ich verweise in dieser Beziehung namentlich auf den zweiten Band der „Generellen Morphologie“ (1866) und auf den ersten Band der „Monographie der Kalkschwämme“ (1872). Dagegen scheint es mir angemessen, hier noch einmal kurz auf

eine zusammenhängende Uebersicht der fünf ersten ontogenetischen Entwicklungsstufen der Metazoen und auf deren phylogenetische Bedeutung zurückzukommen. Zwar habe ich auch diese bereits im vierten und siebenten Capitel der „Kalkschwämme“ (S. 342—347 und S. 464—473) eingehend besprochen. Aber es fehlten mir damals bei Begründung der Gastraea-Theorie nach mancherlei wichtige Thatsachen, die erst durch die Forschungen der letzten Jahre an das Licht gefördert worden sind; und es blieben damals verschiedene Lücken und dunkle Stellen übrig, die ich erst jetzt befriedigend auszufüllen und aufzuhellen im Stande bin. Doch werde ich mich bei dieser Ausführung kurz fassen, um so mehr, als bereits meine 1874 erschienene „Anthropogenie“ das Wichtigste enthält (vergl. namentlich den VI. und XVI. Vortrag). Die VI. synoptische Tabelle (S. 66), auf welcher „die fünf ersten Keimungsstufen der Metazoen mit ihren fünf ältesten Ahnenstufen verglichen“ sind, ist eine verbesserte Wiederholung der entsprechenden Tabelle, welche ich schon seit Jahren in der „Natürlichen Schöpfungsgeschichte“ (S. 444) gegeben habe und welche auch in der „Anthropogenie“ (S. 396) verwerthet worden ist. Um die fünf primordialen Entwicklungsstufen des Thier-Körpers, welche hier in natürlicher Reihe auf einander folgen, als gemeinsames Erbgut sämtlicher Metazoen, von den Spongien und Korallen bis zu den Affen und Menschen hinauf anzuerkennen, ist es nothwendig, zunächst nur die ursprüngliche palingenetische Form derselben in's Auge zu fassen, wie sie uns die archiblastischen Thiere darbieten (Erste Spalte, a, in der VII. Tabelle, S. 67). Das Verständniss der entsprechenden Stufen bei den amphiblastischen, discoblastischen und periblastischen Thieren (zweite, dritte und vierte Spalte in der VII. Tabelle, b, c, d) ergibt sich erst, wenn man diese sämtlich als cenogenetische betrachtet und sie als secundäre Modificationen auf die erstere, palingenetische Form zurückführt.

Die erste Stufe der Metazoen-Keimung, die Monerula, ist vor Allem deshalb von hohem Interesse, weil sie nach dem biogenetischen Grundgesetze als die ontogenetische Wiederholung der primordialen Urform aller Organismen, des Moneres zu deuten ist (Vergl. Kalkschwämme, Bd. I, S. 330, 342; Anthropogenie, S. 143, 384). Jede natürliche Entwicklungs-Theorie, welche kein Wunder, keinen übernatürlichen Eingriff zweckthätiger Schöpferkräfte in den natürlichen und nothwendigen Entwicklungsgang der Körperwelt zulässt, ist gezwungen, die erste Entstehung lebender Organismen auf unserem Erdball durch die unentbehrliche Hypo-

these der Urzeugung zu erklären. Vernunftgemäss ist aber nur diejenige specielle Form dieser Hypothese zulässig, welche ich als „Autogonie der Moneren“ im VI. Capitel der „Generellen Morphologie“ (S. 167—190) und in den „Studien über Moneren“ (1870) eingehend erörtert habe. In letzterer Arbeit ist insbesondere der Abschnitt über „Bathybius und das freie Protoplasma der Meerestiefen“ (S. 86—106), sowie über „Die Moneren und die Urzeugung“ (S. 177—182) zu vergleichen.

Wenn nun demgemäss die Moneren, als die denkbar einfachsten unter allen Organismen, diejenigen Urformen des Lebens sind, auf die wir den ältesten Ursprung aller übrigen Organismen phylogenetisch zurückzuführen gezwungen sind, so ist es offenbar eine ontogenetische Thatsache vom allerhöchsten Interesse, dass auch die meisten, wenn nicht alle, höheren Organismen ihre individuelle Existenz in einer Form beginnen, welche denselben morphologischen Werth besitzt, wie das Moner, in der Form der Cytode. Die allermeisten unter den neueren und genaueren Untersuchungen über die Ontogenie der Metazoen stimmen darin überein, dass die thierische Eizelle entweder vor oder nach der Befruchtung ihren Kern (das „Keimbläschen“) verliert und somit von der höheren Plastiden-Form der kernhaltigen Zelle auf die niedere Plastiden-Form der kernlosen Cytode zurücksinkt. Wenn diese höchst merkwürdige und bedeutungsvolle Thatsache richtig ist, so kann sie nach dem biogenetischen Grundgesetze nur als „Rückschlag der einzelligen Urform in die primordiale Stammform des Moneres“ gedeutet werden, wie ich bereits bei verschiedenen Gelegenheiten, insbesondere in der Ontogenie der Kalkschwämme (Bd. I, S. 330) hervorgehoben habe.

Allerdings ist ausdrücklich zu bemerken, dass jene merkwürdige Thatsache, auf die wir diesen Schluss gründen, keineswegs unbestritten dasteht. Bekanntlich haben verschiedene Beobachter — und darunter Zoologen ersten Ranges: BAER, JOHANNES MÜLLER, GEGENBAUR, LEYDIG — behauptet, dass das Keimbläschen nicht verschwinde, sondern persistire und der directe Stammvater aller „Furchungszellen“ sei, die durch wiederholte Theilung aus demselben hervorgehen. Ich selbst habe mich in meiner „Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren“ (Utrecht, 1869) auf Grund eigener Beobachtungen dieser Ansicht angeschlossen, „welche für die theoretisch wichtige Frage von der Continuität der Zellengenerationen von hoher Bedeutung ist“ (l. c. p. 18). Diesen „positiven“ Beobachtungen gegenüber stellt nun allerdings die grosse

Mehrzahl der neueren Beobachter die „negative“ Behauptung auf, dass „das Keimbläschen verschwinde“ (l. c. p. 18, Anmerkung!). An seine Stelle soll ein neuer Nucleus, der „Cytula-Kern“ oder der „Kern der ersten Furchungskugel“ treten. Dieser soll aus dem Plasson der Eicytode durch Differenzirung in Protoplasma und Nucleus entstehen und durch fortgesetzte Theilung die Kerne sämtlicher „Furchungszellen“ erzeugen.

Die Beobachter, die diese Ansicht vertreten, zerfallen aber wieder in zwei verschiedene Gruppen, indem die einen das Keimbläschen vor erfolgter Befruchtung der Eizelle, die anderen nach derselben verschwinden lassen — eine Differenz, die principiell von hoher Bedeutung ist. Denn im letzteren Falle würde der „Rückschlag der Zellenform in die primordiale Cytodenform“ (oder die „Monerula“) als die unmittelbare Folge des Befruchtungs-Actes erscheinen und demnach von viel höherer phylogenetischer Bedeutung sein, als im ersteren Falle. Dabei kommt die schwierige Frage von der Natur der Befruchtung und der geschlechtlichen Zeugung überhaupt in's Spiel. Nach unserer morphologischen Auffassung ist diese wesentlich als „Verwachsung oder Concrescenz zweier verschiedener Zellen zu betrachten, der weiblichen Eizelle und der männlichen Spermazelle“ (Anthropogenie, S. 135—138). Dass der letzteren dabei eine ebenso wichtige physiologische Rolle wie der ersteren zukömmt, ergibt sich einfach aus der Thatsache der amphigonen Vererbung (Generelle Morphologie, Bd. II, S. 183). Denn diese höchst wichtige, obwohl von den bisherigen Fortpflanzungs-Theorien nicht entfernt gewürdigte Thatsache lehrt uns, dass jeder geschlechtlich erzeugte Organismus eine Summe individueller Eigenschaften von beiden Eltern erbt. Der Beginn der individuellen Existenz ist daher für jeden durch Amphigonie entstandenen Organismus in den Augenblick der Befruchtung zu setzen, in das Moment, in welchem die Verschmelzung oder Concrescenz der beiderlei Sexualzellen thatsächlich stattfindet.

Ist nun die nächste Folge dieser Concrescenz wirklich das „Verschwinden des Keimbläschens“, so repräsentirt der Organismus im Beginne seiner individuellen Existenz eine Cytode, welche als das gemeinsame Product der weiblichen Eizelle und der männlichen Spermazelle die erblichen Eigenschaften von Beiden in sich vereinigt. Die Zelle aber, welche aus dieser „Monerula“ durch Neubildung eines „ersten Kernes“ entsteht, ist natürlich ein ganz anderes Wesen, als die ursprüngliche Eizelle; und der neugebildete

Kern dieser „Cytula“ oder „ersten Furchungskugel“ ist etwas ganz Anderes, als das ursprüngliche Keimbläschen.

Bei den zahlreichen und unvereinbaren Widersprüchen, welche augenblicklich in der umfangreichen ontogenetischen Literatur betreffs der wichtigsten Verhältnisse der Befruchtung sich gegenüberstehen, erscheint es unfruchtbar, hier noch weitere Reflexionen über deren Bedeutung anzustellen. Diese grosse offene Frage kann nur durch erneute Anstellung zahlreicher Beobachtungen über die Befruchtung verschiedener Organismen aus allen Klassen erledigt werden. Einen neuen Anstoss dazu haben die sehr wichtigen Untersuchungen von AUERBACH¹⁾, BÜTSCHLI²⁾, STRASBURGER³⁾ und OSCAR HERTWIG gegeben. Der letztere hat während unseres gemeinsamen Aufenthaltes auf Corsica im Frühling dieses Jahres eine lange Reihe von höchst sorgfältigen Beobachtungen über die Befruchtung von *Toxopneustes lividus* angestellt, welche ein neues Licht auf diese wichtige Frage zu werfen scheinen. Da dieselben aber noch nicht publicirt sind, enthalte ich mir hier jeder weiteren Bemerkung darüber. Wenn ich hier als nächste Folge des Befruchtungs-Actes die Entstehung der „Monerula“ annehme und diese nach dem biogenetischen Grundgesetze als eine, durch Vererbung bedingte palingenetische Wiederholung der gemeinsamen autogenen Stammform des *Moneres* betrachte, so geschieht dies, weil die grosse Mehrzahl der neueren Beobachter darin übereinstimmt, dass „das Keimbläschen nach erfolgter Befruchtung der Eizelle verschwindet“ und somit die Zelle in die Cytode zurückschlägt. Sollte, was wohl möglich ist, dieser Rückschlag nur bei einem Theile der Thiere vorkommen, bei einem anderen Theile derselben dagegen fehlen, so würde wohl der erstere Fall als palingenetischer, der letztere als cenogenetischer Process zu deuten sein.

II. Die Amoebe und die Cytula.

Je zweifelhafter und dunkler augenblicklich die Monerula-Frage steht, desto sicherer können wir für den monophyletischen Stammbaum der Metazoen die Cytula verwerthen, mit welchem

1) AUERBACH, Organologische Studien. I. und II. Heft. Zur Charakteristik und Lebensgeschichte der Zellkerne. Breslau 1874.

2) BÜTSCHLI, Vorläufige Mittheilung über das befruchtete Ei von Nematoden und Schnecken, sowie über die Conjugation der Infusorien und die Zelltheilung. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 1875, Vol. XXV, S. 201 u. 426.

3) STRASBURGER, Ueber Zellbildung und Zelltheilung. Jena 1875.

Ausdrucke wir ein für alle Mal kurz die sogenannte „erste Furchungskugel“ oder richtiger „die erste Furchungszelle“ bezeichnen. Die grosse Mehrzahl aller besseren Beobachter stimmt gegenwärtig in der Annahme überein, dass eine solche „erste Furchungskugel“ existirt, gleichviel ob diese Cytula als eine neue, aus der Monerula durch Neubildung eines Kernes entstandene Stammzelle, oder als die modificirte und durch die Befruchtung veränderte Eizelle mit persistentem Keimbläschen zu betrachten ist. Alle Zellen, welche die Keimblätter und den daraus entstehenden Organismus der Metazoen aufbauen, sind Descendenten jener Stammzelle und durch wiederholte Spaltung, entweder Theilung oder Knospung aus der Cytula entstanden. Wenn die Begriffe der „Theilung und Knospung“ so gefasst werden, wie es in der Generellen Morphologie geschehen ist (Bd. II, S. 37—49), so müssen wir die beiden Formen der primordialen und superficialen Furchung als wahre Theilung der Eizelle, hingegen die beiden Formen der inaequalen und discoidalen Furchung als Knospung derselben auffassen (Anthropogenie, S. 153, 166).

Zweifellos durchläuft also jeder vielzellige Organismus im Beginne seiner individuellen Entwicklung eine einzellige Formstufe, und ebenso zweifellos ist die entsprechende phylogenetische Annahme berechtigt, dass auch alle vielzelligen Organismen von einzelligen ursprünglich abstammen müssen. Jede einzellige Keimform ist die palingenetische Wiederholung einer entsprechenden einzelligen Stammform. Dieser wichtige Satz ist für jeden consequenten Anhänger der Descendenz-Theorie so selbstverständlich klar und nothwendig, dass wir hier wohl auf eine weitere Begründung desselben verzichten können. Dagegen haben wir kurz die weitere Frage zu erörtern, ob wir aus der Existenz der Cytula bei sämtlichen Metazoen nach dem biogenetischen Grundgesetze auf eine einzige gemeinsame einzellige Stammform derselben schliessen dürfen und ob wir die Beschaffenheit dieser letzteren annähernd zu bestimmen im Stande sind.

Einen gemeinsamen Ursprung sämtlicher Metazoen aus einer einzigen einzelligen Stammform sind wir desshalb anzunehmen berechtigt, weil unter allen hier möglichen Hypothesen diese Annahme die einfachste ist. In dem grossen Hypothesen-Gebäude der Phylogenie muss uns ganz ebenso wie in dem ähnlichen Hypothesen-Gebäude der Geologie der Grundsatz leiten, dass die einfachste Hypothese die beste ist. So lange keine bestimmten Thatsachen vorliegen, welche eine ver-

wickeltere oder zusammengesetztere Hypothese wahrscheinlicher machen, ist die einfachste stets vorzuziehen. Und wie oft schon hat uns die Natur, die stets den einfachsten Gang geht, gelehrt, dass unter vielen aufgestellten Hypothesen die einfachste der Wahrheit am nächsten kam. Ich erinnere nur wiederholt an die allgemein anerkannte Wissenschaft der Geologie, die bei ihrem grossartigen und verwickelten Hypothesenbau ganz ebenso zu Werke geht, ganz nach denselben logischen Methoden der Induction und Deduction verfährt, wie ihre jüngere Schwester, die noch so vielfach verkannte und angefeindete Phylogenie. Es kann nicht genug betont werden, dass diese beiden Schwestern ganz denselben Weg gehen und ganz denselben philosophischen und naturwissenschaftlichen Werth haben. Nur ist die Aufgabe der jüngeren Phylogenie ungleich schwieriger und verwickelter, als diejenige der älteren Geologie. „Sie ist in demselben Maasse schwieriger und verwickelter, in welchem sich die Organisation des Menschen über die Structur der Gebirgsmassen erhebt.“ (Anthropogenie, S. 297).

Um nun demgemäss die gemeinsame Abstammung sämtlicher Metazoen von einer einzigen einzelligen Stammform mit Sicherheit zu behaupten, wäre nur noch nachzuweisen, dass die beträchtliche und mannichfache Verschiedenheit der Cytula bei den verschiedenen Metazoen kein Argument gegen jene monophyletische Hypothese bildet. Dieser Nachweis ist aber unseres Erachtens bereits dadurch geliefert, dass wir unter den vier verschiedenen, in der VII. Tabelle (S. 67) aufgeführten Hauptformen der Cytula nur diejenige der archiblastischen Eier, die Archicytula, als die ursprüngliche, palingenetische, einzellige Keimform nachgewiesen haben. Die drei übrigen Cytula-Formen sind aus dieser primordialen Urform erst cenogenetisch entstanden, durch den Erwerb des Nahrungsdotters. Bei der Amphicytula und bei der Discocytula hat sich der Nahrungsdotter an einem Pole (dem vegetativen Pole), bei der Pericytula hingegen im Centrum der Keimzelle angesammelt und von dem Protoplasma derselben gesondert. Diese Sonderung ist bei der Amphicytula noch unvollständig geblieben, hingegen bei der Discocytula und Pericytula vollständig geworden, so dass bei diesen beiden letzteren (meroblastischen) Keimzellen der Nahrungsdotter theilweise oder ganz vom Furchungsprocess ausgeschlossen wird.

Da die cenogenetische Scheidung des Nahrungsdotters vom Bildungsdotter bei den meroblastischen Eiern durch eine immer

stärker sich geltend machende Heterochronie immer weiter in die früheste Zeit der Eibildung zurückverlegt wird, so ist dieselbe gewöhnlich schon innerhalb des Eierstockes an den jungen Eiern desselben frühzeitig wahrzunehmen. Um das richtige Verständniss dieses schwierigen Verhältnisses zu erlangen, (welches den meisten damit beschäftigten Autoren wegen des Mangels phylogenetischer Gesichtspunkte ganz abgeht), ist es durchaus erforderlich, das primäre Ur-Ei (*Protovum*) von dem secundären Nach-Ei (*Metovum*) scharf zu unterscheiden (Anthropogenie, S. 152). Nur das amoeboide Ur-Ei, welches noch keinen Nahrungsdotter besitzt, die ganz junge und indifferente Eizelle, erscheint bei sämtlichen Metazoen im Wesentlichen gleich. Diese Gleichheit wird später durch das ansehnliche Deutoplasma verdeckt, welches zum Protoplasma der Eizelle hinzutritt. Aber auch dann noch ist die Homologie sämtlicher Nach-Eier festzuhalten, weil sie ursprünglich überall im Entoderm entstehen, und weil offenbar die amphiblastischen sowohl als die discoblastischen und periblastischen Eier erst secundär aus den archiblastischen Eiern durch den cenogenetischen Erwerb des Nahrungsdotters entstanden sind. Wollte man gegen diese Homologie der Eier bei sämtlichen Metazoen geltend machen, dass dieselben nicht überall aus demselben Keimblatte ihren ersten Ursprung nehmen, so ist zu erwidern, dass dieser verschiedene Ursprung (— wenn überhaupt richtig —) sich durch Heterotopie, durch frühzeitige Wanderung der Eizellen aus einem Keimblatt in das andere erklären lässt, wie ich sie z. B. bei den Kalkschwämmen thatsächlich beobachtet habe (Bd. I, S. 157—160).

Wie die palingenetische Archicytula als die gemeinsame Urform aller einzelligen Keimstufen, so ist auch in gleicher Weise die Archimonerula als die palingenetische Urform aller Cytoden-Keimstufen zu betrachten, aus welcher sowohl die Amphimonerula als die Discomonerula und die Perimonerula durch die cenogenetische Bildung des Nahrungsdotters erst secundär hervorgegangen sind. Durch die Neubildung eines Zellen-Kernes verwandeln sich diese vier Hautformen der Monerula in die entsprechenden vier Hauptformen der Cytula.

Wie wir im Stande sind, demgemäss sämtliche Cytula-Formen aller Metazoen auf die palingenetische Urform der Archicytula zurückzuführen, so können wir auch durch die einfachste Hypothese die Frage beantworten, von welcher Beschaffenheit die gemeinsame einzellige Stammform der Metazoen gewesen sein mag, welche durch die einzellige Keimform der Archicytula

noch heute wiederholt wird. Offenbar wird jene einzellige Stammform ursprünglich einen möglichst einfachen und indifferenten Charakter besessen haben, da alle differenzirten Formen von einzelligen Organismen wieder aus einer ganz indifferenten Stammform abgeleitet werden müssen. Nun sind aber unzweifelhaft die einfachsten und indifferentesten unter allen selbständigen einzelligen Organismen, welche wir kennen, die Amöben. Die nackten „amöboiden Zellen“, welche weder irgend eine Hülle, noch differenzirte „Plasma-Producte“ in ihren ganz einfachen Zellenleibe besitzen, sind die indifferentesten und primitivsten von allen Zellen-Arten. Demgemäss dürfen wir denn auch phylogenetisch die Amöbe als die gemeinsame, der ontogenetischen Cytula entsprechende, einzellige Stammform sämtlicher Metazoen betrachten, wie ich bereits in der Anthropogenie ausführlich gezeigt habe (S. 93—114 und 383, 396).

III. Das Synamöbium und die Morula.

Die dritte Formstufe in der Keimesgeschichte der Metazoen bildet die Morula oder die Maulbeerform des Keims, das nächste Resultat der Eifurchung. Mit der Ausbildung dieser Keimform beginnt der Metazoen-Organismus sich zu einem Individuum zweiter Ordnung, einem vielzelligen „Idorgan“ zu erheben, während die beiden ersten Formstufen, Cytode und Zelle, als isolirte „Individuen erster Ordnung“ unter den Begriff der „Plastide oder des Elementar-Organismus“ fielen. Welcher wichtige Fortschritt für die Individualitätslehre, für die tectologische Auffassung des thierischen Organismus damit gegeben ist, habe ich in der Tectologie der Kalkschwämme erläutert (Bd. I, S. 89—124). Zugleich habe ich daselbst die im dritten Buche der Generellen Morphologie (Bd. I, S. 239—374) aufgestellten Kategorien des organischen Individuums einer näheren Bestimmung und einfacheren Begrenzung unterzogen, so dass alle verschiedenen Erscheinungsformen der thierischen Individualität sich folgenden vier Hauptstufen unterordnen lassen: I. Plastide. II. Idorgan. III. Person und IV. Stock. Die morphologische Bedeutung, welche demnach die Morula, als das nächste Product der Eifurchung, für das Metazoen-Individuum besitzt, muss gleicherweise auch die entsprechende phylogenetische Stammform beanspruchen, die wir als Synamöbium bezeichnet haben. Auch die Annahme dieser Stammform bedarf kaum einer näheren Begründung, da sie bei einigem Nachdenken

sich als nothwendige Entwicklungsstufe von selbst ergibt. Denn die ersten vielzelligen Organismen, welche in früher laurentischer Urzeit auf unserem Erdballe auftraten, werden einfache Colonien von gleichartigen indifferenten Zellen gewesen sein und eine solche einfachste Gemeinde von amoeboiden Zellen ist auch unser hypothetisches *Synamoebium*. Wenn anfänglich nur autogene Moneren entstanden und später sich aus diesen die ersten Zellen, einzeln lebende Amoeben entwickelten, wird der nächste weitere Fortschritt des organischen Lebens darin bestanden haben, dass die Nachkommenschaft dieser Einsiedler-Zellen sich zu kleinen Gemeinden versammelte und die erste „Zellen-Colonie“, den ersten vielzelligen Organismus bildete. Anfangs werden alle Mitglieder dieser ältesten Zellengemeinden noch von gleicher Beschaffenheit gewesen sein, wie uns ja auch noch heute die Labyrinthuleen, viele Diatomeen, die socialen Myxodictyen und Microgromien, viele Desmidiaceen u. s. w. gleiche einfache Zellengeschaften vor Augen führen, deren Mitglieder noch keine Differenzen zeigen. Das *Synamoebium*, als eine ganz indifferente Gemeinde von gesellig lebenden, ganz gleichartigen Amoeben, dürfte demnach in der Stammesgeschichte der Metazoen, als die erste Stufe der vielzelligen Ahnenreihe, wohl keinem Bedenken unterworfen sein.

Die getreue ontogenetische Wiederholung dieser dritten phylogenetischen Formstufe führt uns noch heute die Archimorula der archiblastischen Thiere vor Augen: ebenfalls ein einfacher Haufen von ganz gleichartigen und indifferenten Zellen (Fig. 115). Während diese palingenetische Keimform vollständig dem hypothetischen *Synamoebium* entspricht, weichen dagegen die drei anderen Hauptformen der Morula, die Amphimorula, Discomorula und Perimorula mehr oder minder von jenem palingenetischen Urbilde des „Maulbeerkeimes“ ab. Auch diese Abweichung erklärt sich ganz leicht als eine cenogenetische Wirkung des Nahrungsdotters, der von Anfang an einen mehr oder minder modificirenden Einfluss auf den Furchungs-Process ausübt. Die Differenzen, welche hier schon bei der inaequalen Furchung sich zwischen kleineren, animalen und grösseren vegetativen Zellen geltend machen, und welche bei der discoidalen und superficialen Furchung in einer sehr abweichenden Morula-Bildung zu Tage treten, sind selbstverständlich nicht als palingenetische Wiederholungen entsprechender selbstständiger Stammformen, sondern als cenogenetische Modificationen der Archimorula aufzufassen, durch die Ausbildung des Nahrungsdotters bedingt.

Diese Auffassung ist um so mehr zu betonen, als die mannichfaltigen Morula-Formen der verschiedenen Metazoen allerdings bei blosser ontogenetischer Vergleichung sehr beträchtliche Verschiedenheiten darzubieten scheinen. Diese Differenzen betreffen namentlich die Grundform. Nur die palingenetische Archimorula (Fig. 115) hat die homaxonie Grundform der Kugel meistentheils conservirt, da die Lagerungs-Verhältnisse der völlig gleichen Morula-Zellen hier noch ganz gleichartig sind. Auch die Perimorula hat in vielen Fällen die ursprüngliche Kugelgestalt noch beibehalten, während in vielen anderen Fällen bereits eine Axe ausgebildet und demnach die homaxonie Promorphe in die monaxonie (meist ellipsoide) Grundform übergegangen ist (Fig. 83—86). Die Amphimorula ist ganz allgemein deutlich monaxon, weil der polare Gegensatz zwischen Bildungs- und Nahrungsdotter immer schon während des Furchungs-Processes in der Lagerung der beiderlei Zellen an beiden Polen der Urdarm-Axe sich geltend macht (Fig. 93—97; 104—108). Ebenso ist auch die Discomorula in allen Fällen von Anfang an ausgesprochen einaxig (meist linsenförmig), wie das bei der unipolaren Lagerung des Bildungsdotters nicht anders sein kann (Fig. 55—60 und 73).

Alle diese und die sonst noch vorkommenden Differenzen in der Morulabildung sind selbstverständlich cenogenetischer Natur, und offenbar wieder durch den Nahrungsdotter direct oder indirect bewirkt. Dieser allein bedingt auch bei den periblastischen Eiern das eigenthümliche Verhältniss, dass das dritte und vierte Stadium der Keimung, Perimorula und Periblastula, in Eines zusammenfallen; die Furchungshöhle ist hier von Anfang an mit Nahrungsdotter erfüllt (Fig. 81—86). Wenn die Furchungshöhle sich sehr frühzeitig während der Furchung ausbildet, so ist eine scharfe Grenze zwischen drittem und viertem Stadium überhaupt nicht zu ziehen. So geht namentlich die Discomorula (durch Heterochronie) oft ganz unmerklich in die Discoblastula über (Fig. 45, 46, 51, 52). Alle diese cenogenetischen Modificationen lassen sich auf die palingenetische Archimorula zurückführen und sind durch diese auf das Synamoebium phylogenetisch zu beziehen.

IV. Die Planaea und die Blastula.

Mehr Angriffen und verschiedenen Ansichten als die vorhergehende dritte und als die nachfolgende fünfte Entwicklungsstufe der Metazoen, dürfte die vierte Keimungsstufe derselben begegnen,

die Blastosphaera oder Blastula, deren entsprechende Stammform wir Planaea genannt haben. Auch hier wieder kommt Alles darauf an, sich nicht durch die mannichfach verschiedenen, secundären, cenogenetischen Formen beirren zu lassen, sondern die ursprüngliche, primäre, palingenetische Form aufzusuchen, und die ersteren auf die letztere zurückzuführen.

Als diese palingenetische Urform der Blastula ist ohne Zweifel die Archiblastula der archiblastischen Eier aufzufassen, wie sie uns bei den niedersten und ursprünglichsten Formen der verschiedensten Klassen vorliegt, z. B. bei Gastrophysema (Fig. 116, 117), Actinia (Fig. 20), Limnaeus (Fig. 29), Amphioxus (Fig. 41). Ueberall, wo die primordiale Eifurchung in ihrer ursprünglichen palingenetischen Form rein abläuft und zur Bildung der Archigastrula führt, da sehen wir auch zunächst aus der Archimorula die Archiblastula hervorgehen, aus der dann weiterhin die Archigastrula durch Invagination entsteht (Fig. 118). Ueberall scheint ursprünglich diese Archiblastula dadurch zu Stande zu kommen, dass die zusammenhängenden, meist dicht an einander liegenden, gleichartigen Zellen der Archimorula Flüssigkeit nach innen ausscheiden, durch welche sie auseinander und an die Peripherie des kugeligen Morula-Körpers gedrängt werden. Hier bilden sie dann schliesslich eine einzige, zusammenhängende, einfache Zellschicht, die Keimhaut oder das *Blastoderma*. Der mit Flüssigkeit oder Gallerte gefüllte Hohlraum der so gebildeten Hohlkugel ist „die BAER'sche Höhle, Keimhöhle, Furchungshöhle, Segmentationshöhle oder das *Blastocoeloma*“ (s).

Eine störende Ausnahme scheinen hier nur diejenigen archiblastischen Eier zu machen, bei welchen die Archigastrula nicht durch Invagination, sondern durch Delamination entstehen soll; so namentlich die Eier mancher Zoophyten, sowohl Spongien, als Hydroiden. Hier soll sich theils eine einfache, echte Archiblastula bilden, die nicht durch Einstülpung, sondern durch Flächenspaltung des Blastoderms und secundären Durchbruch der Mundöffnung an einem Pole der „Keimhöhle“ entsteht, so dass letztere unmittelbar zur „Urdarmhöhle“ würde. Theils sollen sich die Zellen der Archimorula schon während der Ausbildung einer centralen Höhle von Anfang an in zwei verschiedene Zellschichten ordnen, die zu den beiden primären Keimblättern sich gestalten, so dass also jene centrale Höhle von Anfang an nicht das Blastocoelom, sondern die Protogaster ist. In diesem letzteren Falle liegt offenbar eine cenogenetische Abkürzung der Ontogenie vor, bei

welcher das Blastula-Stadium einfach übersprungen wird und so die Archimorula direct in die Archigastrula übergeht. Aber auch im ersteren Falle dürfen wir wohl eine cenogenetische Modification der ursprünglichen palingenetischen Bildung vermuthen — vorausgesetzt, dass überhaupt die bezüglichen, schwierig anzustellenden Beobachtungen richtig sind. Da ich diese Verhältnisse schon früher wiederholt erläutert habe, ist es nicht nöthig, hier von Neuem darauf einzugehen, und soll nur nochmals ausdrücklich hervorgehoben werden, dass bei einer vergleichenden Uebersicht aller archiblastischen Keimungsverhältnisse sich die Archiblastula mit befriedigender Sicherheit als das ursprüngliche palingenetische Mittelglied zwischen der Archimorula und der Archigastrula herausstellt.

Eine andere Schwierigkeit für die Auffassung der Blastula als gemeinsamer ursprünglicher Entwicklungsform aller Metazoen ergibt sich aus den sehr abweichenden Formen, welche dieselbe in Folge verschiedener, oft sehr weit gehender, cenogenetischer Abänderungen angenommen hat. Diese Schwierigkeit wird aber durch die vergleichende Zusammenstellung aller der verschiedenen Stufen cenogenetischer Modification gelöst, welche uns in ununterbrochener Kette von der ursprünglichen palingenetischen Archiblastula bis zu den auffallendsten, am weitesten entfernten Modificationen der Blastosphaera-Form hinführen. Da sind wieder besonders instructiv die mannichfaltigen Abstufungen der inaequalen Furchung, welche sich einerseits unten an die primordiale, oben an die discoidale und superficiale Furchung anschliessen. Bei vielen amphiblastischen Eiern ist die Amphiblastula nur dadurch von der palingenetischen Archiblastula verschieden, dass die Zellen des Blastoderms nicht alle von ganz gleicher Beschaffenheit sind. Am einen (animalen) Pole der Amphiblastula finden wir kleinere, meist hellere, am anderen (vegetativen) Pole grössere, meist dunklere Zellen. Der Unterschied in der Grösse und molecularen Zusammensetzung der beiderlei Zellen ist in vielen Fällen nur sehr unbedeutend, kaum bemerkbar; in anderen Fällen tritt er schon auffallender hervor; und endlich begegnen wir bei der Mehrzahl der amphiblastischen Eier einer so starken Differenzirung der animalen und vegetativen Zellen, dass erstere sofort als Bildungszellen, letztere als Nahrungszellen erkennbar sind und sich scharf von einander scheiden (so z. B. bei *Unio* Fig. 26, 27; bei *Petromyzon* Fig. 45, 46; bei *Bombinator* Fig. 51, 52; bei *Fabricia* Fig. 98; bei *Trochus* Fig. 109 u. s. w.). Hier ist oft

schon der Hohlraum des Blastocoeloms sehr reducirt durch die sich hineindrängenden mächtigen „Dotterzellen“ des Nahrungsdotters; und statt des einschichtigen Blastoderms finden wir oft von Anfang an ein mehrschichtiges. Ein Theil der letzteren Formen bildet bereits den unmittelbaren Uebergang zur Discoblastula der discoblastischen Eier, bei denen meist nur eine enge und kleine Furchungshöhle sich findet. Die gewölbte Decke der letzteren wird von den Zellschichten des gefurchten „Bildungsdotters“, ihr ebener oder vertiefter Boden von dem voluminösen, ganz oder grösstentheils ungefurchten „Nahrungsdotter“ gebildet (Fig. 49, 54). Sehr klar liegt dies Verhältniss bei unserem pelagischen Gadoiden-Ei vor (Fig. 61, 62, 74). Dass auch bei dem am stärksten modificirten discoblastischen Vogel-Ei die Furchungshöhle nicht fehle und somit auch der Hühnerkeim vorübergehend eine bedeutungsvolle Blase bilde, hat neuerdings namentlich RAUBER hervorgehoben (l. c.). Er bemerkt mit Recht: „damit ist nicht etwa Gleichgültiges behauptet; denn mit dieser Veränderung tritt das Hühnchen in Beziehung zu weit niedriger stehenden Geschöpfen“.

Gleicherweise ist nun auch die Periblastula auf die palinogenetische Urform der Archiblastula mit Sicherheit zurückzuführen (Fig. 83—86). Denn diese cenogenetische Blastosphaera der periblastischen Eier ist ja eigentlich nur dadurch von der Archiblastula verschieden, dass der Hohlraum der Keimhautblase, das Blastocoelom, nicht mit klarer Flüssigkeit oder Gallertmasse, sondern mit dem massiven Nahrungsdotter erfüllt ist. Da dieser schon vor Beginn der Keimung das Centrum des Eies erfüllt, muss hier nothwendig die Periblastula mit der Perimorula zusammenfallen.

Wenn demnach alle verschiedenen Modificationen der Blastula sich als cenogenetische Abänderungen der ursprünglichen palinogenetischen Archiblastula nachweisen lassen, so ist uns auch nach dem biogenetischen Grundgesetze die einfachste Hypothese gestattet, welche diese wichtige ontogenetische Thatsache phylogenetisch deutet und verwerthet. Wir dürfen dann sagen, dass sämtliche Metazoen von einer gemeinsamen uralten Stammform abstammen, welche im Wesentlichen der Archiblastula gleichgebildet war: diese längst ausgestorbene laurentische Stammform ist die *Planaea*.

Selbständige entwickelte Organismen, welche dieser hypothetischen *Planaea* im Wesentlichen gleich gebildet sind, leben zahlreich auch noch in der Gegenwart. Vor allen dürften hier die coloniebildenden Flagellaten, und namentlich die Volvocinen

zum Vergleich herbeizuziehen sein: frei schwimmende Gallertkugeln, deren Peripherie durch eine Schicht von gleichartigen Geisselzellen gebildet wird. Auch die von mir an der Norwegischen Küste beobachtete *Magosphaera planula*, die wahrscheinlich den Volvocinen, z. B. der *Synura* nahe verwandt ist, tritt hier als eine der ausgestorbenen *Planaea* sehr ähnliche Protisten-Form in den Vordergrund¹⁾. Gleich diesen Catallacten und Volvocinen werden höchstwahrscheinlich auch die ausgestorbenen *Planaeiden*, die verschiedenen der *Planaea* nächststehenden Genera und Species, sich mittelst eines Flimmerkleides schwimmend im laurentischen Urmeere umher bewegt haben.

Wenn ich hier die Bezeichnung „*Planaea*“ für diese vierte Ahnenstufe der Metazoen beibehalte, und sie nicht durch die passendere Benennung „*Blastaea*“ ersetze, so geschieht es, um nicht noch einen neuen Namen gerade für diese Entwicklungsstufe einzuführen, die ohnehin schon verschiedene andere Bezeichnungen früher erhalten hat. Die Bezeichnung *Blastula* für die entsprechende Keimungsstufe hat bereits in mehreren andern Aufsätzen Eingang gefunden und ist der Kürze wegen der früher von mir gebrauchten Benennung *Blastosphaera* vorzuziehen; und ebenso der älteren Bezeichnung: *Vesica blastodermica*. Der an anderen Orten dafür gebrauchte Name *Planula* wird wohl am besten ganz zu eliminiren sein, da er von vielen verschiedenen Autoren in einem ganz abweichenden Sinne verwendet wird. DALYELL, der 1847 den Ausdruck „Plannla“ zuerst eingeführt hat, verstand darunter weiter Nichts, als kleine (meist mikroskopische) flimmernde Larven von Zoophyten auf sehr verschiedenen Entwicklungszuständen. Spätere Autoren haben dann darunter bald frei bewegliche und flimmernde Formen von Morula, bald ebensolche Formen von Blastula, bald echte Gastrula-Formen verstanden. Ausserdem sind auch oft verschiedene, weiter entwickelte Jugendformen niederer Thiere als „Planula“ bezeichnet worden, die weiter Nichts mit einander gemein haben, als geringe Grösse, einfache Körperform und eine flimmernde Körperbedeckung. Auch der sogenannte „infusorienartige Embryo“ vieler anderen Autoren gehört in die Kategorie dieser falschen „Planula“. Da demnach augenblicklich gar keine allgemein anerkannte Bestimmung des Planula-Begriffes nach Inhalt und Umfang existirt, und da noch in neuester Zeit

1) E. HAECKEL, Die Catallacten, eine neue Protisten-Gruppe. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Vol. VI, 1871, S. 1 Taf. I.

viele Autoren denselben in ganz verschiedenem Sinne gebrauchen, so ist es wohl am besten, ihn ganz fallen zu lassen. Will man ihn trotzdem beibehalten, so kann man ihn vielleicht am zweckmässigsten zur Bezeichnung jener cenogenetischen Keimform verwenden, die ich in der Monographie der Kalkschwämme *Planula* genannt habe (Bd. I, S. 332).

Mit dem weitschauenden Blicke des genialen Naturphilosophen hat schon im Jahre 1828 der grosse BAER die hohe allgemeine Bedeutung der Blastula erkannt. Im ersten Bande seiner klassischen „Entwicklungsgeschichte der Thiere“ (S. 223; § 4 des V. Scholions) findet sich folgender Satz: „Je weiter wir in der Entwicklung zurückgehen, um desto mehr finden wir auch in sehr verschiedenen Thieren eine Uebereinstimmung. Wir werden hierdurch zu der Frage geführt: ob nicht im Beginne der Entwicklung alle Thiere im Wesentlichen sich gleich sind, und ob nicht für alle eine gemeinschaftliche Urform besteht. Da der Keim das unausgebildete Thier selbst ist, so kann man nicht ohne Grund behaupten, dass die einfache Blasenform die gemeinschaftliche Grundform ist, aus der sich alle Thiere nicht nur der Idee nach, sondern historisch entwickeln.“ Der Abschnitt, in dem dieser merkwürdige Satz enthalten ist, trägt die Ueberschrift: „Beim ersten Auftreten sind vielleicht alle Thiere gleich und nur hohle Kugeln.“

V. Die Gastraea und die Gastrula.

Die fünfte ontogenetische Entwicklungsstufe der Metazoen, die Gastrula, ist zugleich die letzte, welche allen diesen Thieren ursprünglich gemeinsam zukommt. Denn von hier an scheiden sich die Wege der Keimesentwicklung; sie führen von der monaxonien Gastrula einerseits zu den monaxonien Spongien und den stauraxonien Acalephen, anderseits zu den dipleuren oder bilateralen Bilaterien; und zwar zunächst zu den Würmern, aus denen sich die vier typischen Stämme der Mollusken, Echinodermen, Arthropoden und Vertebraten erst später hervorgebildet haben. Da aber in der Keimesgeschichte aller dieser verschiedenen Thiere die Gastrula entweder als reine palingenetische Archigastrula oder als mehr oder weniger modificirte, auf die letztere aber zurückführbare, cenogenetische Gastrula nachzuweisen ist, so dürfen wir nach dem biogenetischen Grundgesetze auf eine gemeinsame Ahnenform aller Metazoen schliessen, welche der Archigastrula im Wesentlichen gleich gebildet war; und das ist die Gastraea.

Da diese phylogenetische Hypothese den Kern unserer ganzen Gastraea-Theorie bildet und da alle die anderen, hier vertretenen allgemeinen Ansichten über Entwicklung der Thiere jene fundamentale Hypothese stützen und durch sie zugleich erklärt werden sollen, so ist es nicht nöthig, an dieser Stelle nochmals die phylogenetische Bedeutung der ontogenetischen Gastrula-Form zu begründen und die Gastraea als wahre Urquelle der Metazoen-Bildung, als wirklichen „Metazoarchus“ nachzuweisen. Nur auf einige der wichtigsten Punkte, auf deren richtiges Verständniss es vorzugsweise ankommt, möchte ich hier schliesslich wiederholt hinweisen und damit zugleich die erheblichsten, gegen die Gastraea-Theorie erhobenen Einwendungen widerlegen.

In erster Linie ist es auch hier wieder vor Allem erforderlich, sich nicht durch die mannichfaltigen cenogenetischen Modificationen der Keimform beirren zu lassen, sondern die ursprüngliche palingenetische Keimform scharf und bestimmt in's Auge zu fassen. Diese liegt uns ganz rein und unverfälscht in der einfachen Archigastrula vor, wie sie sich in identischer Form bei den niedersten Angehörigen aller Typen findet: bei Gastrophysema Fig. 119, 120; Olynthus Fig. 17; Actinia Fig. 21; Pelagia Fig. 22; Sagitta Fig. 23; Argiope Fig. 25; Limnaeus Fig. 31; Uraster Fig. 33; Amphioxus Fig. 43, 44. Wenn wir uns vorstellen, dass wir diesen verschiedenen Gastrula-Formen im Meere begegneten, ohne ihre Herkunft zu kennen, so würden wir sie ganz gewiss als unbedeutende Modificationen einer einzigen Entwicklungsform betrachten; und wenn wir sie geschlechtsreif anträfen und also als selbstständige Thierarten zu beurtheilen hätten, so würden wir sie ganz gewiss nur als leichte Varietäten einer einzigen „bona Species“ oder höchstens als nahe verwandte Species eines einzigen Genus betrachten. Jeder Anhänger der Entwicklungstheorie würde kein Bedenken tragen, sie als wenig divergirende Descendenten einer einzigen gemeinsamen Stammform zu betrachten. Und doch liegen uns in diesen verschiedenen, so wenig von einander abweichenden Archigastrula-Formen in Wahrheit Repräsentanten sämtlicher Metazoen-Typen vor: Zoophyten, Würmer, Mollusken, Echinodermen, Arthropoden und Vertebraten. Das ist eine Thatsache von grösster Bedeutung!

In jedem dieser Thierstämme sind es nur noch einzelne uralte Formen der niederen Klassen, welche die palingenetische Archigastrula seit Millionen von Jahren rein bis auf den heutigen Tag bewahrt haben. Bei der grossen Mehrzahl, und namentlich bei

allen höher entwickelten Metazoen ist an deren Stelle eine modificirte cenogenetische Gastrula-Form getreten. Da finden wir zunächst im engsten Anschluss an die erstere die Amphigastrula, deren Urdarmhöhle bald noch leer, bald schon mit Dotterzellen erfüllt ist (Fig. 18, 28, 48, 53, 100, 110). Die Amphigastrula geht ganz allmählich, indem der Nahrungsdotter mächtig anwächst und damit die Theilungsfähigkeit der Dottermasse erlahmt, in die Discogastrula über. Obgleich nun diese in ihrer extremen Ausbildung sich zu einer so abweichenden Keimform gestaltet, lässt sie sich dennoch stets durch Vermittelung einer Reihe von Zwischenformen auf die Amphigastrula zurückführen; und selbst in jenen extremen Fällen, wie sie uns die Cephalopoden, Teleostier und Vögel darbieten, ist diese Reduction durch die neuesten Beobachtungen möglich geworden (Fig. 37, 40, 49, 50, 54, 65, 66, 75, 76). Ebenso lässt sich auch auf der anderen Seite die Perigastrula gleichfalls auf die Archigastrula zurückführen, und die Schwierigkeit, welche gerade diese cenogenetische Gastrula-Form vorzugsweise der Gastraea-Theorie entgegen zu halten schien, existirt gegenwärtig nicht mehr (Vergl. Fig. 87—90).

Demgemäss können wir zunächst eine allgemeine Homologie der Gastrula bei sämtlichen Metazoen behaupten, und diese Behauptung wird begründet theils durch den gleichen morphologischen Werth, den die beiden primären Keimblätter überall besitzen, theils durch den nunmehr gelieferten Nachweis, dass der ursprüngliche Bildungsmodus der Gastrula überall die Einstülpung oder Inagination der Blastula ist.

Wenn es uns nun so mit Hülfe der vergleichenden Ontogenie gelungen ist, alle die verschiedenen Gastrula-Modificationen, alle die verschiedenen Formen des „zweiblätterigen oder zweischichtigen Keimes“ auf die eine gemeinsame Urform der Archigastrula zurückzuführen, so ist uns die einfachste phylogenetische Hypothese gestattet, welche diese bedeutungsvolle ontogenetische Thatsache mechanisch-causal zu deuten vermag. Diese einfachste hier mögliche Hypothese lässt sich in dem monophyletischen Satze zusammenfassen: Alle Metazoen stammen von einer einzigen gemeinsamen Stammform ab, welche im Wesentlichen der Archigastrula gleich gebildet war. Diese uralte, längst ausgestorbene Stammform, die schon während der laurentischen Periode gelebt haben muss und damals wahrscheinlich durch viele verschiedene Genera und Species vertreten war, ist unsere Gastraea. Die ganze hypothetische Gruppe von ausgestorbenen ältesten Metazoen, welche durch die

nächsten Descendenten der Gastraea gebildet wurde, habe ich als Gastraeaden bezeichnet.

Diese ältesten Gastraeaden werden der heutigen Archigastrula im Wesentlichen ganz gleich gebildet und wahrscheinlich nur darin wesentlich verschieden gewesen sein, dass sie bereits sexuelle Differenzirung besaßen. Vermuthlich werden sich bei ihnen einzelne Zellen des Entoderms zu Eizellen, einzelne Zellen des Exoderms zu Spermazellen umgebildet haben, wie es auch bei den niedersten Zoophyten (Spongien, Hydroiden) noch heute der Fall ist. Gleich den frei im Meere schwimmenden Formen der Archigastrula werden auch jene Gastraeaden sich mittelst Flimmerhaaren, Geisseln oder Wimpern bewegt haben, welche als Fortsätze der Exodermzellen sich entwickelten.

Ob noch heute echte, freischwimmende Gastraeaden existiren, ist nicht bekannt, indessen durchaus nicht unwahrscheinlich. Vielleicht sind manche, als Infusorien beschriebene Thierformen nicht echte, einzellige Infusionsthier, sondern Gastraeaden. Wohl aber existiren noch heute einige festsitzende, höchst einfache Zoophyten, welche ihrer ganzen Organisation nach als Gastraeaden zu beurtheilen sind, die jedoch bisher im System einen ganz anderen Platz besaßen. Das eine von diesen noch lebenden Gastraeaden ist das merkwürdige, von BOWERBANK beschriebene *Haliphysema*¹⁾; eine andere nahe verwandte Form ist die von CARTER²⁾ unter dem Namen *Squamulina scopula* zu den Polythalamien (!) gestellte interessante Thierform, die ich *Gastrophysema* nenne, und deren Ontogenie auf Taf. VIII abgebildet ist. Beide Genera sind gegenwärtig noch durch mehrere Arten vertreten. Ich werde die genaue Beschreibung dieser beiden Gastraeaden der Gegenwart, *Haliphysema* und *Gastrophysema*, demnächst folgen lassen.

Wenn die Archigastrula, wie ich für sicher halte, die getreue palingenetische Wiederholung der Gastraea ist, dann muss auch die letztere ursprünglich eben so aus der Planaea (oder Blastaea) entstanden sein, wie die erstere noch heute aus der Blastula (oder Blastosphaera) entsteht. Die Gastraea muss dann durch Einstülpung (oder Invagination) aus der Planaea hervorgegangen sein. In der That ist auch diese phylogenetische Hypothese eben-

1) BOWERBANK, Monograph of the British Spongiadae, Vol. I, p. 179; Pl. XXX, Fig. 359; Vol. II, p. 76.

2) CARTER, On two new Species of the Foraminiferous genus *Squamulina*. Ann. Mag. nat. hist. 1870, Vol. V, p. 309. Pl. IV, Fig. 1-11.

so durch die nachweisbare Invagination der Archiblastula für die morphologische Auffassung sicher zu begründen, wie sie für die physiologische Betrachtung durch Erwägung der bezüglichen Causal-Verhältnisse durchaus wahrscheinlich wird. Denn wenn wir uns fragen, welche phylogenetischen Veränderungen die Entstehung der zweiblätterigen Gastraea aus der einblätterigen Planaea hervorriefen, so ist als die wichtigste *causa efficiens* derselben unzweifelhaft jene älteste Arbeitstheilung der Zellen hervorzuheben, welche die Differenzirung der beiden primären Keimblätter bewirkte, die Arbeitstheilung der Planaea-Zellen (oder „Blastoderm“-Zellen) in locomotive und nutritive Zellen. Die locomotiven Zellen der Planaeaden, welche vorzugsweise deren schwimmende Ortsbewegung besorgten, bildeten die animale Hemisphaere derselben, die zum Exoderm wurde; die nutritiven Zellen hingegen, welche vorzüglich der Nahrungsaufnahme und Assimilation sich hingaben, bildeten die vegetative Hemisphäre, die sich zum Entoderm gestaltete. Nun war es aber für die letzteren offenbar von grossem Vortheil, wenn sie nicht mehr eine convexe Oberfläche (wie bei der Planaea) zur Nahrungsaufnahme und Assimilation bildeten, sondern an deren Stelle eine concave Vertiefung an der Oberfläche der Flimmerkugel herstellten. Hier konnten Nahrungsmittel längere Zeit verweilen und besser assimiliert werden. Diese concave Vertiefung, welche die Invagination der Planaea einleitete, war der erste Anfang zur Bildung des Urdarms. Die Vervollständigung derselben war die einfache Wirkung der natürlichen Züchtung. Denn je tiefer die Einstülpung und je ausgedehnter damit die nutritive Epithelfläche wurde, desto besser war für die Ernährung der sich bildenden Gastraea gesorgt. Mit der vollständigen Einstülpung verschwand das Blastocoelom der Planaea und an dessen Stelle trat die Protogaster der Gastraea.

Gleiche einfache physiologische Reflexionen geben uns Aufschluss über die Causalverhältnisse der historischen Veränderungen, welche überhaupt die älteste Reihe der Metazoen-Ahnen vom Moner bis zur Gastraea durchlief (Anthropogenie XVI. Vortrag). Diese physiologischen Erwägungen über die Phylogenie der ältesten Functionen erläutern zugleich die mechanische Phylogenie der niedersten Thierformen, welche uns in den fünf ersten Keimungsstufen der Metazoen noch heute als ontogenetische Wiederholung jener fünf ältesten Ahnenstufen entgegen treten. Indem wir hier die ganze Mannichfaltigkeit der cenogenetischen Keimformen auf die ursprüngliche palingenetische Keimform zurückführen und diese phylogene-

tisch deuten, gelangen wir zu einem wahren Verständniss vom ältesten Entwicklungsgang des Thierreichs, und dies Verständniss gewinnen wir nur durch die Gastraea-Theorie.

Jena, den 18. August 1875.

Nachschrift.

Ueber die Eifurchung und Gastrulation der Spongien erhalte ich so eben, nachdem vorstehende Arbeit bereits gedruckt ist, eine sehr interessante Mittheilung von FRANZ EILHARD SCHULZE, welche in erfreulichster Weise die Uebereinstimmung der Spongien mit den übrigen Metazoen bezüglich der wichtigsten Keimungs-Vorgänge bestätigt¹⁾. Obwohl SCHULZE denselben Kalkschwamm (*Sycandra raphanus*), wie OSKAR SCHMIDT und METSCHNIKOFF untersucht hat, ist er doch zu ganz anderen Resultaten gekommen. Nach vollendeter Eifurchung entsteht eine echte Blastula, zusammengesetzt „aus 48 Zellen, welche zusammen in einschichtiger Lage einen linsenförmigen Hohlkörper formiren. Bei weiter fortschreitender Zellenvermehrung nimmt der Embryo die Gestalt einer Hohlkugel an. Ferner tritt eine Differenzirung ein zwischen acht keilförmigen, den späteren Entodermzellen, und sämtlichen unregelmässig polyedrischen, helleren, den Ektoderm-Zellen. An der nun zum Verlassen ihrer Entstehungsstätte befähigten Larve ist die Furchungshöhle stark verkleinert, während die Entodermzellen, stark aufgeblüht und mit groben dunkeln Körnchen erfüllt, sich nach aussen vordrängen und etwa die Hälfte der nun eiförmigen Larve ausmachen. Später tritt dann wieder eine Abflachung des halbkugelig vorspringenden Entoderm-lagers und bald darauf sogar eine Einstülpung desselben gegen die convexe Ektodermkuppe ein, wobei die Furchungshöhle gänzlich schwindet und sich das Entodermzellenblatt unmittelbar an die Innenfläche des Ektodermes anlegt. Durch Ausweitung der so entstandenen doppelblättrigen hohlen Halbkugel und Umgreifen des Ektodermzellenlagers am Oeffnungsrande entsteht eine sackförmige, zweiblättrige Larve mit äusserer flimmernder und innerer nicht flimmernder Zellenlage: eine Gastrula.“

1) FRANZ EILHARD SCHULZE, Ueber den Bau und die Entwicklung eines Kalkschwammes, *Sycandra raphanus* (Tageblatt der 48. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Graz 1875. S. 101).

Die Eifurchung und Gastrulation der *Sycandra raphanus* verläuft nach dieser wichtigen, wörtlich wiedergegebenen Mittheilung also ganz in der typischen Form aller Metazoen, indem zunächst eine echte Blastula und durch deren Einstülpung oder Invagination eine echte Gastrula (und zwar eine Amphigastrula) entsteht. An der Genauigkeit dieser werthvollen und detaillirten Angaben zu zweifeln, liegt bei der bekannten Beobachtungs-Schärfe und histologischen Erfahrung von FRANZ EILHARD SCHULZE kein Grund vor. Daraus ergibt sich aber bezüglich der früheren, damit nicht übereinstimmenden Angaben über die Spongien-Gastrula (welche oben, S. 455, 456 erwähnt wurden) in Kürze Folgendes: 1) Die Angaben von METSCHNIKOFF sind (gleich so vielen anderen Behauptungen dieses oberflächlichen Beobachters) bezüglich der angeblichen Beobachtungen sowohl als der daraus gezogenen Schlüsse ganz falsch; sogar Exoderm und Entoderm sind darin verwechselt! 2) Die Mittheilungen von OSKAR SCHMIDT sind, was die Beobachtungen betrifft, grösstentheils richtig, aber unvollständig; bezüglich der Deutungen grösstentheils unrichtig. 3) Meine eigenen Angaben über die Ontogenie der Kalkschwämme sind insofern unvollständig und unrichtig, als ich die Blastula und deren Invagination nicht erkannt, und statt deren zwischen Morula und Gastrula die Bildung einer Planula und Planogastrula angenommen hatte (Monographie der Kalkschwämme, Band I, S. 333). Dagegen sind sie richtig und werden vollkommen durch F. E. SCHULZE bestätigt in dem wichtigsten Punkte, darin nämlich, dass auch die Keimung der Schwämme mit der Bildung einer echten Gastrula und der beiden primären Keimblätter verläuft.

Dass diese Gastrula der Spongien durch Invagination einer echten Blastula entsteht, und nicht durch Delamination (wie ich irrig angenommen hatte) ist mir natürlich nur höchst erwünscht, weil dadurch die wesentliche Uebereinstimmung der Spongien mit den übrigen Metazoen hergestellt wird. Höchst wahrscheinlich wird auch in den wenigen anderen Fällen, in denen die Gastrula durch Blätterspaltung des Blastoderms entstehen sollte, sich schliesslich die Einstülpung der Blastula als ursprünglicher Entstehungs-Modus herausstellen.

Von welcher hohen principiellen Bedeutung die Beobachtungen von FRANZ EILHARD SCHULZE für die ganze Naturgeschichte der Spongien sind, brauche ich schliesslich wohl kaum besonders hervorzuheben. Ich hatte bei Ausarbeitung meiner Monographie der Kalkschwämme in erster Linie mich bestrebt zu zeigen, dass diese

Thiere, und die Spongien überhaupt, keine Protozoen, sondern Metazoen sind; dass ihre beiden Gewebsschichten den beiden primären Keimblättern der übrigen Metazoen homolog sind, und dass die Spongien durch die Bildung ihres Gastrocanal-Systems sich als echte Zoophyten (oder Coelenteraten) ausweisen. OSKAR SCHMIDT hatte dagegen in seinem oben citirten Aufsätze: „Zur Orientirung über die Entwicklung der Spongien“ sich zu zeigen bemüht, dass jene Auffassung falsch sei und dass somit auch alle die wichtigen, daran geknüpften allgemeinen Schlussfolgerungen hinfällig seien¹⁾. Die Mittheilungen von F. E. SCHULZE bestätigen nicht allein die Richtigkeit meiner Auffassung; sondern sie verstärken sie zugleich bedeutend dadurch, dass sie die typische Bildung der Gastrula durch Einstülpung der Blastula auch bei den niedersten Metazoen nachweisen, bei den Spongien.

Jena, den 4. October 1875.

1) OSKAR SCHMIDT (l. c. p. 130) sagt: „Ich habe diese Beobachtungen über den Bau der Flimmerlarven von *Sycandra raphanus* und *glabra* mit peinlicher Sorgfalt wiederholt. Ich kann nur behaupten, dass unsere beiden Arten keine Gastrulae bilden, und dass damit leider die vermeintliche durchgreifende Wichtigkeit der Gastrula für die Kalkspongien mit allen den so schönen theoretischen Folgerungen nicht mehr existirt.“ Die Figuren 1, 2, 3 und 4, 5, 6, welche O. SCHMIDT (l. c.) auf Taf. VIII und IX mittheilt, sind wohl als *Amphiblastula* zu deuten. Die folgende Einstülpung derselben hat er offenbar nicht beobachtet, und ebenso nicht die daraus hervorgehende *Amphigastrula*.

Erklärung der Tafeln.

Taf. II.

Eifurchung und Gastrula verschiedener Wirbellosen (Copien).

[In allen Figuren ist das Entoderm durch rothe, das Exoderm durch blaue Farbe bezeichnet. Der Nahrungsdotter ist meistens roth schraffirt. *s* Furchungshöhle (Blastocoeloma). *a* Urdarmhöhle (Protogaster). *o* Urmund (Protostoma).]

- Fig. 17. Archigastrula eines Kalkschwammes (*Asculmis armata*). Copie nach HAECKEL, Monographie der Kalkschwämme, Taf. 13, Fig. 6.
- Fig. 18. Amphigastrula eines Kalkschwammes (*Sycyssa Huxleyi*). Copie nach HAECKEL, Monographie der Kalkschwämme, Taf. 44, Fig. 15.
- Fig. 19. Amphiblastula eines Kalkschwammes (*Sycandra raphanus*). Copie nach OSKAR SCHMIDT (Zeitschr. für wissensch. Zool. Vol. XXV, Suppl. Taf. IX, Fig. 5). Die Furchungshöhle ist in dieser Figur fälschlich mit *a* (statt mit *s*) bezeichnet. *o* muss wegfallen.
- Fig. 20. Archiblastula einer Koralle (*Actinia*). Copie nach KOWALEVSKY (Russische Abhandlung über die Ontogenie der Coelenteraten. 1873. Taf. IV, Fig. 1).
- Fig. 21. Archigastrula derselben Koralle (Ibid. Taf. IV, Fig. 2).
- Fig. 22. Archigastrula einer Meduse (*Pelagia*). Copie nach KOWALEVSKY (Ibid. Taf. III, Fig. 2).
- Fig. 23. Archigastrula eines Wurms (*Sagitta*). Copie nach KOWALEVSKY (Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden, Petersburg 1871, Taf. I, Fig. 2).
- Fig. 24. Amphiblastula eines Wurms (*Euaxes*). Copie nach KOWALEVSKY (Ibid. Taf. IV, Fig. 27).
- Fig. 25. Archigastrula eines Brachiopoden (*Argiope*). Copie nach KOWALEVSKY (Russische Abhandlung über die Ontogenie der Brachiopoden. Moskau 1874. Taf. I, Fig. 3).
- Fig. 26. Amphiblastula einer Muschel (*Unio*). Copie nach einer noch nicht publicirten Abhandlung von CARL RABL über die Ontogenie der Muscheln.
- Fig. 27. Amphiblastula derselben Muschel in einem folgenden Stadium. Copie nach CARL RABL (Ibid.).
- Fig. 28. Amphigastrula derselben Muschel. Copie nach CARL RABL (Ibid.). Links ist eine grosse Mesoderm-Zelle sichtbar.
- Fig. 29. Archiblastula einer Schnecke (*Limnaeus*). Copie nach CARL RABL (die Ontogenie der Süsswasser-Pulmonaten. Jenaische Zeitschrift für Naturw. 1875. Vol. IX, Taf. VII, Fig. 9).
- Fig. 30. Archiblastula invaginata derselben Schnecke. Copie nach CARL RABL (Ibid. Taf. VII, Fig. 10).

- Fig. 31. Archigastrula derselben Schnecke. Copie nach CARL RABL (Ibid. Taf. VII, Fig. 11).
- Fig. 32. Amphigastrula einer Schnecke (Purpura). Copie nach SELENKA (Keimblätter bei Purpura. Nederl. Arch. f. Zool. 1871. Heft II, Taf. XVII).
- Fig. 33. Archigastrula eines Seesterns (Asteracanthion). Copie nach ALEX. AGASSIZ (Embryology of the Starfish. 1864. Taf. I, Fig. 27).
- Fig. 34. Amphimorula eines Rhizocephalen (Sacculina). Copie nach ED. VAN BENEDEN (Recherches sur l'Embryogenie des Crustacées, 1870. Pl. I, Fig. 21).
- Fig. 35. Discomorula einer Assel (Oniscus). Copie nach BOBRETZKY (Zur Embryologie des Oniscus murarius. Zeitschr. für wissensch. Zool. Vol. XXIV, Taf. XXI, Fig. 3).
- Fig. 36. Discoblastula desselben Oniscus. Copie nach BOBRETZKY (Ibid. Fig. 5).
- Fig. 37. Discogastrula desselben Oniscus. Copie nach BOBRETZKY (Ibid. Fig. 7).
- Fig. 38. Discogastrula eines Wasserkäfers (Hydrophilus). Copie nach KOWALEVSKY (Embryolog. Studien an Würmern und Arthropoden. Petersburg 1871, Taf. IX, Fig. 23).
- Fig. 39. Archigastrula (?) eines Pteromalinen (Platygaster). Copie nach GANIN (Entwickel. der Insecten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1869. Bd. XIX, Taf. XXX).
- Fig. 40. Discogastrula des Scorpions. Copie nach METSCHNIKOFF (Embryologie des Scorpions. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1871, Taf. XIV, Fig. 9).

Taf. III.

Eifurchung und Gastrula verschiedener Wirbelthiere (Copien).

[In allen Figuren ist das Entoderm durch rothe, das Exoderm durch blaue Farbe bezeichnet. Der Nahrungsdotter ist meistens roth schraffirt. s Furchungshöhle (Blastocoeloma). a Urdarmhöhle (Protogaster). o Urmund (Protostoma).]

- Fig. 41. Archiblastula des Amphioxus. Copie nach KOWALEVSKY (Entwicklungsgeschichte des Amphioxus. Mem. Petersb. Akad. 1867. Vol. XI, Tab. I, Fig. 9).
- Fig. 42. Archiblastula invaginata des Amphioxus. Copie nach KOWALEVSKY (Ibid. Fig. 13).
- Fig. 43. Archigastrula des Amphioxus im ersten Anfang. Copie nach KOWALEVSKY (Ibid. Fig. 14).
- Fig. 44. Archigastrula des Amphioxus, vollständig ausgebildet. Copie nach KOWALEVSKY (Ibid. Fig. 16).
- Fig. 45. Amphimorula des Petromyzon. Copie nach MAX SCHULTZE (Entwicklungsgeschichte von Petromyzon. Haarlem 1856. Tab. IV, Fig. 1).
- Fig. 46. Amphiblastula des Petromyzon. Copie nach M. SCHULTZE (ibid. Taf. IV, Fig. 2).
- Fig. 47. Amphigastrula des Petromyzon, in erster Anlage. Copie nach M. SCHULTZE (ibid. Taf. IV, Fig. 5).
- Fig. 48. Amphigastrula des Petromyzon, vollständig entwickelt. Copie nach M. SCHULTZE (ibid. Taf. IV, Fig. 7).

- Fig. 49. Discogastrula eines Haifisches (Mustelus). Copie nach BAL-
FOUR (Development of the Elasmobranch Fishes. Quarterly Journ. of
microsc. Sc. 1874. Vol. XIV, Pl. XIII, Fig. 1).
- Fig. 50. Discogastrula eines Knochenfisches (Esox). Copie nach LERE-
BOULLET (Recherches d'Embryologie comparée sur le Developpement du
Brochet etc. 1853. Pl. I, Fig. 27).
- Fig. 51. Amphimorula des Bombinator. Copie nach GOETTE (Entwicke-
lungsgeschichte der Unke, 1875. Taf. II, Fig. 27).
- Fig. 52. Amphiblastula des Bombinator. Copie nach GOETTE (ibid. Taf.
II, Fig. 28).
- Fig. 53. Amphigastrula des Bombinator. Copie nach GOETTE (ibid. Taf.
II, Fig. 33).
- Fig. 54. Discogastrula des Hühnchens. Copie nach GOETTE (Die Bil-
dung der Keimblätter im Hühnerei. Archiv für mikrosk. Anat. Vol. X,
1874, Taf. X, Fig. 4).

Taf. IV.

**Discoidale Furchung und Discogastrula eines pelagischen Knochenfisches
(Gadoiden, Motella?).**

[Innerhalb der structurlosen Eihülle (c) ist ausser den (am animalen Pol be-
findlichen) Furchungszellen und dem daraus entstehenden Fischkeime nur der
Nahrungsdotter zu sehen, bestehend aus einer wasserhellen structurlosen Ei-
weisskugel und einer kleineren (am vegetativen Pol befindlichen) stark licht-
brechenden Oelkugel. Der homogene Nahrungsdotter, der keinerlei geformte
Bestandtheile enthält, ist mit gelber Farbe gedruckt. *e* Exoderm. *i* Entoderm.
w Keimwulst. (Randwulst oder Properistom). *c* Chorion. *k* Embryo. *s* Fur-
chungshöhle. Alle Figuren dieser Tafel sind 60 Mal vergrössert.]

- Fig. 55. Zweite Furchungsstufe: Ei mit vier Furchungszellen.
- Fig. 56. Dasselbe Ei (Obere Hälfte) im Meridianschnitt.
- Fig. 57. Vierte Furchungsstufe: Ei mit 16 Furchungszellen.
- Fig. 58. Dasselbe Ei (Obere Hälfte) im Meridianschnitt.
- Fig. 59. Discomorula. Ei nach vollendeter Furchung. Die gleichartigen
Furchungskugeln bilden eine kreisrunde Keimscheibe (Discoblastus), eine
biconvexe Linse, welche in eine kleine Vertiefung am animalen Pol des
Nahrungsdotters eingesenkt ist.
- Fig. 60. Dieselbe Discomorula im Meridianschnitt.
- Fig. 61. Discoblastula. Die Keimscheibe hat sich peripherisch ausge-
dehnt, in der Mitte bedeutend verdünnt, am Rande rings umgekehrt ver-
dickt (*w* Keimwulst oder Randwulst). Zwischen der abgehobenen Mitte
und dem Nahrungsdotter hat sich die Keimhöhle (*s*) gebildet.
- Fig. 62. Dieselbe Discoblastula im Meridianschnitt.
- Fig. 63. Discoblastula invaginata. Uebergang der Discoblastula in
die Discogastrula durch Einstülpung der ersteren. Der untere Theil des
verdickten Randwulstes schlägt sich nach innen um und wächst centri-
petal gegen die Mitte der Keimscheibe in die Keimhöhle hinein. Letz-
tere wird enger.

- Fig. 64. Dieselbe *Discoblastula invaginata* im Meridianschnitt.
- Fig. 65. *Discogastrula*. Die Einstülpung der *Discoblastula* ist vollständig geworden, indem die vom Randwulste in die Keimböhle hereingewachsene Zellschicht („secundäre Keimschicht“) das Centrum der letzteren erreicht hat und nunmehr als zusammenhängendes „Entoderm“ den Boden der Keimböhle bedeckt. Letztere verschwindet, indem das Entoderm sich an das Exoderm (die „primäre Keimschicht“, welche die Decke der Furchungshöhle bildet) eng anlegt. Die Keimscheibe bedeckt als *Gastrula* wie eine Kappe den animalen Pol des Nahrungsdotters.
- Fig. 66. Dieselbe *Discogastrula* im Meridianschnitt.
- Fig. 67. *Discogastrula* mit der ersten Anlage des Axoblast. An einer Seite des verdickten *Gastrula*-Mundrandes (des „*Properistoms*“) erscheint die erste Anlage der Axenplatte und des „*Primitivstreifs*“ (Ansicht von der Rückenseite. Der optische Meridianschnitt geht durch die Lateral-Ebene (von rechts nach links).
- Fig. 68. Dieselbe *Discogastrula*, um 90° gedreht, im optischen Längsschnitt (Meridianschnitt durch die Median-Ebene).
- Fig. 69. Fischkeim, weiter entwickelt, mit deutlicher Trennung von Kopf und Rumpf, und Anlage der Augenblasen. Die Keimscheibe (*Discogastrula*) hat bereits ungefähr $\frac{3}{4}$ der Peripherie des kugeligen Nahrungsdotters umwachsen, so dass kaum $\frac{1}{4}$ des letzteren am vegetativen Pole aus dem *Gastrula*-Munde frei vorragt. Ansicht von der Rückenseite.
- Fig. 70. Derselbe Fischkeim, um 90° gedreht, im Sagittalschnitt, von der linken Seite gesehen.
- Fig. 71. Fischkeim, noch weiter entwickelt. Der aborale Körpertheil ist beträchtlich verlängert. Beiderseits der Chorda markiren sich die Metameren (Urwirbel-Segmente). Die Keimscheibe (*Discogastrula*) hat den Nahrungsdotter fast ganz umwachsen, so dass nur noch ein kleines Segment des letzteren am vegetativen Pole frei aus dem *Gastrula*-Munde vorragt.
- Fig. 72. Derselbe Fischkeim, um 90° gedreht, im Sagittalschnitt von der linken Seite gesehen.

Taf. V.

***Discogastrula* desselben pelagischen Knochenfisches (Gadoiden, *Motella*?).**

- Fig. 73. *Discomorula* im Meridianschnitt. Stärkere Vergrößerung (200) des animalen Segments von Fig. 60.
- Fig. 74. *Discoblastula* im Meridianschnitt. Stärkere Vergrößerung (200) des animalen Segments von Fig. 62 (linke Hälfte) und Fig. 64 (rechte Hälfte). Rechts beginnt die Einstülpung der Blastula, indem die grossen Zellen des Randwulstes oder *Properistoms* (*w*) centripetal gegen die Mitte der Keimböhle (*s*) hineinwachsen (*i*).
- Fig. 75. *Discogastrula* im Meridianschnitt. Stärkere Vergrößerung des animalen Segments von Fig. 66.
- Fig. 76. *Discogastrula*, vom lebenden Fisch-Ei, nach kurzer Einwirkung einiger Tropfen höchst verdünnter Osmiumsäure. Stärkere Vergrößerung (200) von Fig. 65.

- Fig. 77. Zehn Exoderm-Zellen derselben Discogastrula, in Chromsäure. Vergr. 600.
- Fig. 78. Acht Entoderm-Zellen derselben Discogastrula, in Chromsäure. Vergr. 600.
- Fig. 79. Drei Mesoderm-Zellen; amoeboide, mit dunkeln Pigmentkörnern versehene Wanderzellen des Darmfaserblattes, welche in dem Winkel des Umschlagsrandes zwischen Exoderm und Entoderm aus letzterem entstehen und nach verschiedenen Orten hinwandern. Vergr. 600.
- Fig. 80. Der junge Knochenfisch (Gadoide, Motella?), welcher so eben die Eihüllen verlassen hat, von der linken Seite gesehen. *h* Hirn. *u* Auge. *g* Gehörbläschen. *z* Herz. *a* Darm. *d* Eiweisskugel des Nahrungsdotters. *f* Fettkugel des Nahrungsdotters. *y* After. *x* Chorda. *m* Seitenrumpfmuskeln.

Taf. VI.

Superficiale Furchung und Perigastrula eines Crustaceen (Peneus).

- Fig. 81. Zweite Furchungsstufe: Ei mit vier Furchungszellen, von der Oberfläche gesehen. Durch zwei auf einander senkrechte Ringfurchen, eine aequatoriale und eine meridiane, werden im peripherischen Theil des Eies vier Zellen geschieden, während der centrale Nahrungsdotter ungetheilt bleibt.
- Fig. 82. Dasselbe Ei im Meridianschnitt.
- Fig. 83. Fünfte Furchungsstufe: Ei mit 32 Furchungszellen, von der Oberfläche gesehen.
- Fig. 84. Dasselbe Ei im Meridianschnitt.
- Fig. 85. Perimorula (und zugleich Periblastula), von der Oberfläche gesehen. Nach vollendeter Furchung bilden die sämtlichen Furchungszellen an der Oberfläche des Eies eine einzige zusammenhängende Schicht von gleichartigen Zellen (Blastoderma), welche den inneren ungefurchten Nahrungsdotter umschliesst.
- Fig. 86. Dieselbe Perimorula im Meridianschnitt.
- Fig. 87. Perigastrula, von der Oberfläche gesehen; in der Mitte ist der Urmund (*o*) sichtbar, welcher in die Einstülpung des Urdarms führt.
- Fig. 88. Dieselbe Perigastrula im Medianschnitt. *a* Urdarm. *o* Urmund. *e* Exoderm. *i* Entoderm. *m* Mesoderm.
- Fig. 89. Nauplius-Stadium, von der Bauchfläche gesehen. *l* Oberlippe I, II, III, die Anlagen der drei Beinpaare.
- Fig. 90. Dasselbe Nauplius-Stadium, im Sagittalschnitt (von der linken Seite gesehen). *a* Urdarm. *o* Urmund *m* Mesoderm-Zellen. *l* Oberlippe. *p* Einstülpung des Schlundes und Kaumagens. *e* Exoderm. *i* Entoderm.

Taf. VII.

Inaequale Furchung und Amphigastrula.

- Fig. 91—102. Inaequale Furchung und Amphigastrula eines chaetopoden Anneliden (Fabricia).
- Fig. 91. Amphimonerula. Nach der Befruchtung ist das Keimbläschen verschwunden und aus der Copulation von Spermazelle und Eizelle eine Cytode entstanden.

- Fig. 92. Amphicytula, die erste Furchungskugel.
- Fig. 93. Erste Furchungsstufe: Die Amphicytula ist in zwei Zellen getheilt, eine obere, kleinere und hellere animale Zelle (Mutterzelle des Exoderms) und eine untere, grössere und dunklere vegetative Zelle (Mutterzelle des Entoderms).
- Fig. 94. Zweite Furchungsstufe: Die obere animale Zelle ist in zwei Zellen zerfallen; die untere vegetative Zelle ist ungetheilt.
- Fig. 95. Dritte Furchungsstufe: Die obere animale Zelle ist durch zwei Meridianfurchen in vier Zellen zerfallen. Die untere vegetative Zelle ist ungetheilt.
- Fig. 96. Spätere Furchungsstufe: Die obere animale Zelle ist in zahlreiche kleine helle Zellen, die untere vegetative Zelle ist in drei grosse dunkle Zellen (eine untere grössere und zwei obere kleinere) zerfallen.
- Fig. 97. Amphimorula. Nach beendigtem inaequalen Furchungsprocesse findet sich oben am animalen Pole eine hemisphärische Masse von zahlreichen kleinen hellen Zellen (Exoderm), unten am vegetativen Pole eine dunkle Masse von wenigen (sechs?) grossen dunkeln Zellen (Entoderm).
- Fig. 98. Amphiblastula im Meridianschnitt. Im Innern hat sich durch Flüssigkeits-Ansammlung eine Furchungshöhle (*s*) gebildet; in der oberen (animalen) Hälfte überwölbt von einer hemisphärischen Schicht kleiner heller Exoderm-Zellen, in der unteren (vegetativen) Hälfte geschlossen von wenigen grossen dunkeln Entoderm-Zellen.
- Fig. 99. Amphiblastula in Einstülpung, resp. Umwachsung (invaginata-circumcreta). Die grossen dunkeln Entoderm-Zellen werden in die Furchungshöhle eingestülpt und eo ipso von der äusseren Schicht der kleinen hellen Exoderm-Zellen umwachsen. Optischer Meridianschnitt.
- Fig. 100. Amphigastrula im optischen Meridianschnitt. Die Einstülpung (Entobole) oder Umwachsung (Epibole) der Amphiblastula ist vollendet, die Furchungshöhle verschwunden und die Urdarmhöhle (*a*) gebildet. o Urmund.
- Fig. 101. Dieselbe Amphigastrula von der Fläche gesehen.
- Fig. 102. Junge Wurmlarve mit einem Wimperreifen.
- Fig. 103—110. Inaequale Furchung und Amphigastrula einer Schnecke (Trochus?).
- Fig. 103. Zweite Furchungsstufe: Ei mit vier Furchungszellen.
- Fig. 104. Dritte Furchungsstufe: Ei mit 8 Furchungszellen (4 kleinen hellen animalen und 4 grossen dunklen vegetativen Zellen).
- Fig. 105. Dasselbe Ei, im Profil.
- Fig. 106. Vierte Furchungsstufe: Ei mit 12 Furchungszellen (8 kleinen hellen animalen und 4 grossen dunklen vegetativen Zellen).
- Fig. 107. Dasselbe Ei, im Profil.
- Fig. 108. Amphimorula im Meridianschnitt. Nach beendigter Furchung wird die obere animale Hemisphäre des Eies von 16 kleinen hellen, die untere vegetative Hemisphäre dagegen von 8 grossen dunkeln Zellen gebildet (4 obere grössere und 4 untere kleinere).
- Fig. 109. Amphiblastula, im Meridianschnitt. Die Decke der Furchungshöhle wird von 32 kleinen hellen, ihr Boden von 8 grossen dunkeln Zellen gebildet (4 obere kleine und 4 untere grössere).

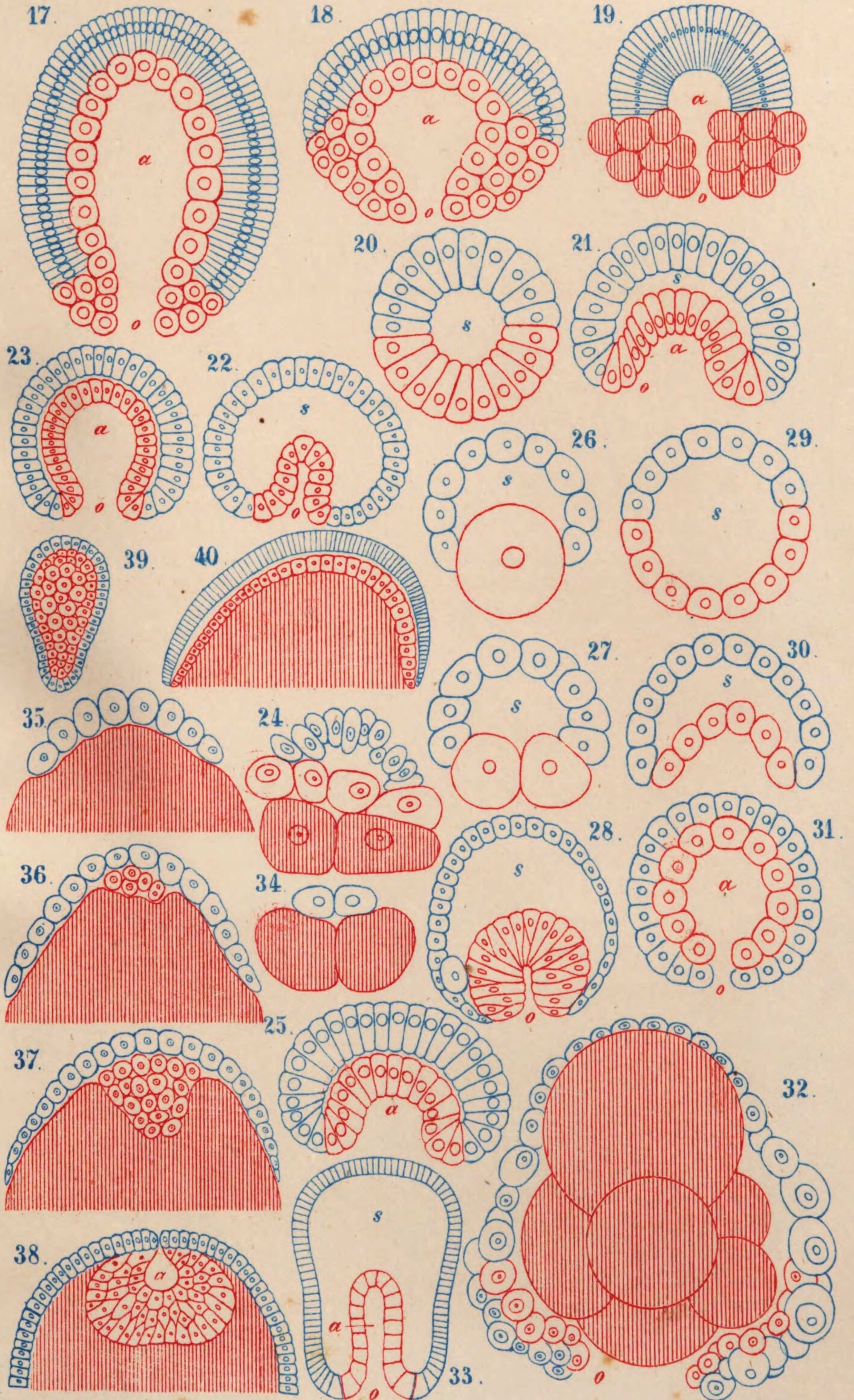
Fig. 110. Amphigastrula, im Meridianschnitt. *a* Urdarm. *o* Urmund. Das Exoderm (*e*) hat das Entoderm (*i*) völlig umwachsen. Die meisten Zellen des letztern bilden die Darmwand. Einige grosse Zellen desselben sind als Nahrungsdotter übrig geblieben (*d*).

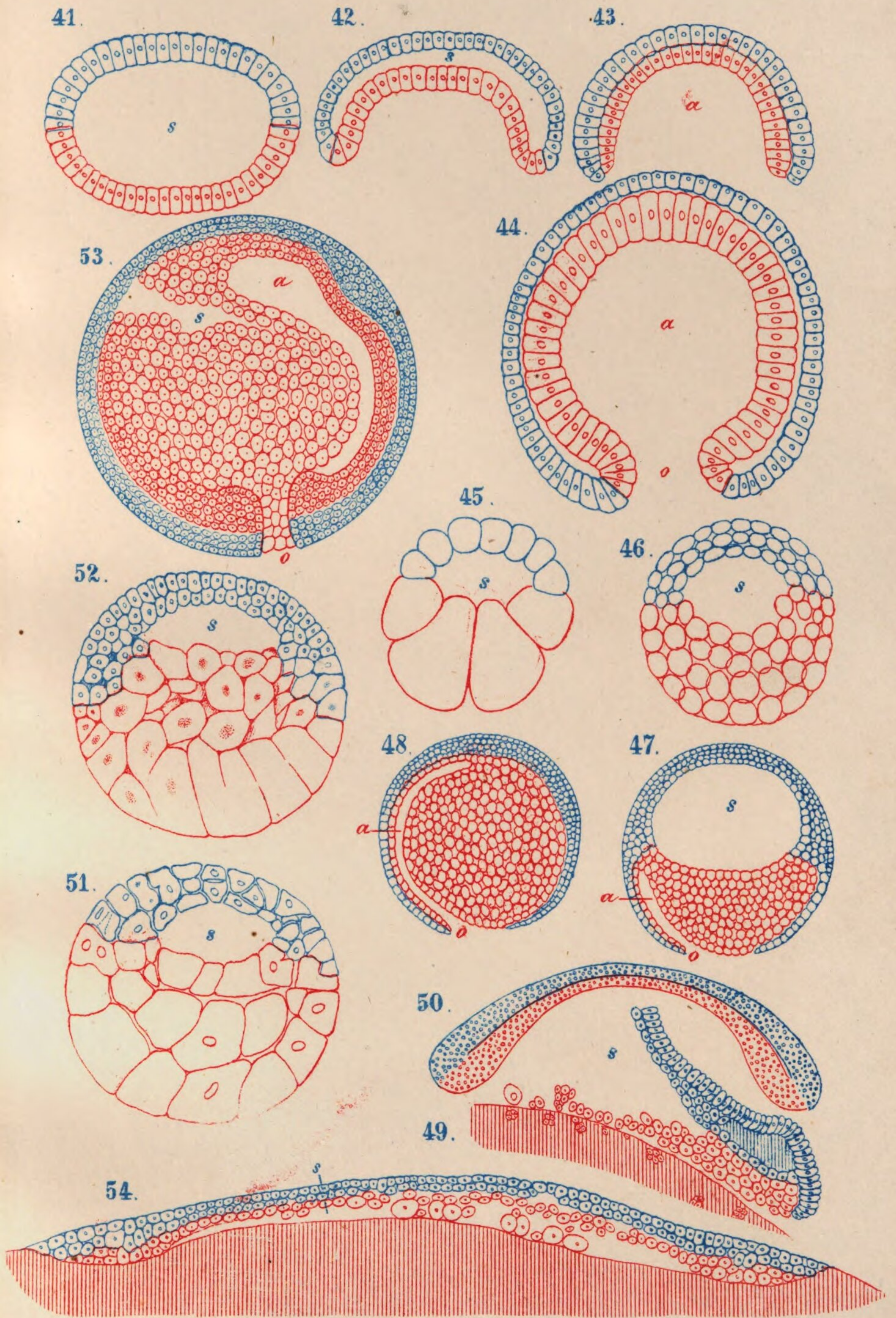
Taf. VIII.

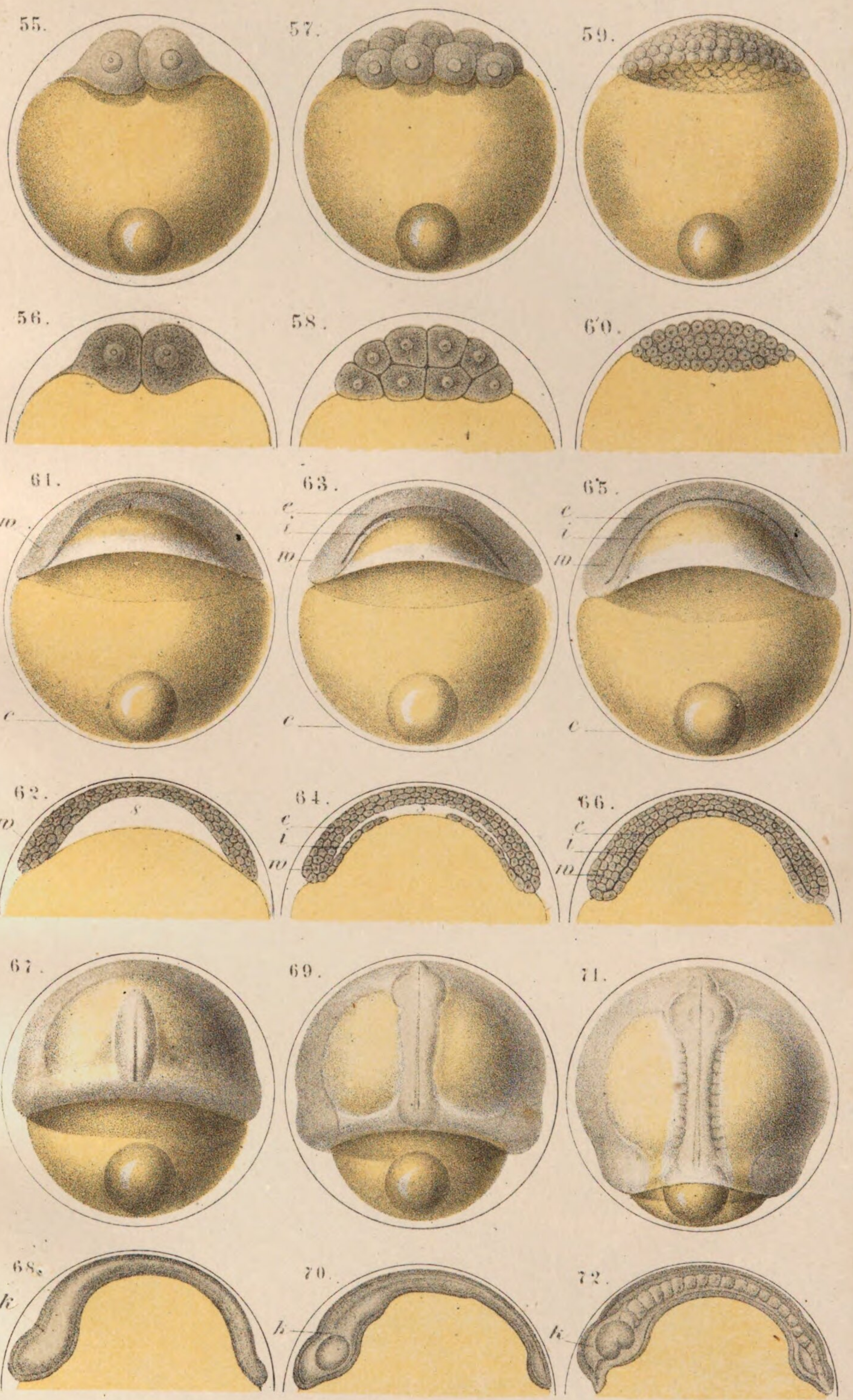
Primordiale Furchung und Archigastrula von Gastrophysema.

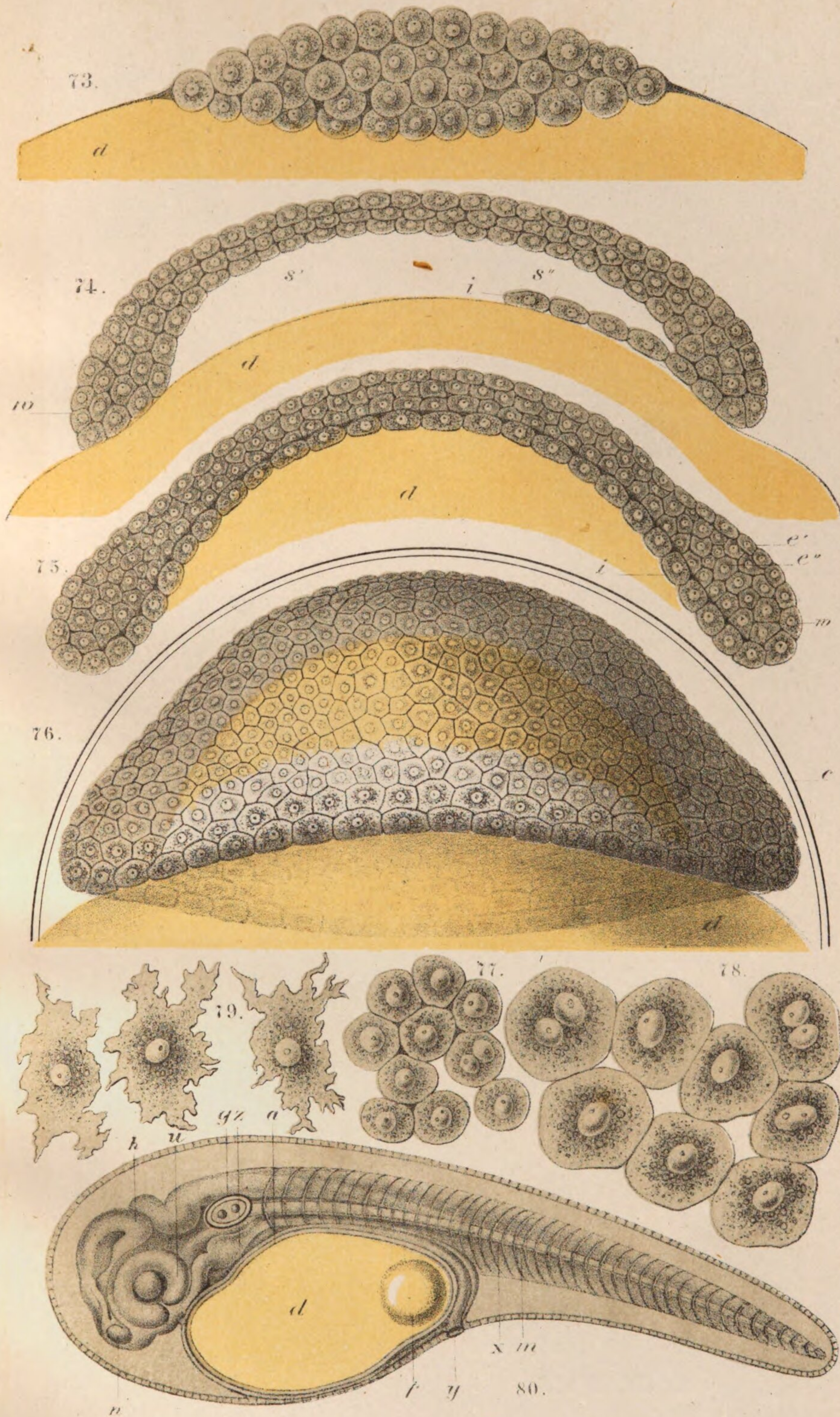
- Fig. 111. Archimonerula. Nach erfolgter Befruchtung ist das Keimbläschen verschwunden und aus der Copulation von Eizelle und Spermazelle eine Cytode entstanden.
- Fig. 112. Archicytula. Die erste Furchungszelle.
- Fig. 113. Erste Furchungsstufe: Die Cytula ist in zwei gleiche Furchungszellen zerfallen.
- Fig. 114. Zweite Furchungsstufe: Aus der Cytula sind vier Furchungszellen entstanden.
- Fig. 115. Archimorula (Maulbeerkeim).
- Fig. 116. Archiblastula (die ursprüngliche Form der Blastosphäre, Keimhautblase oder „Vesicula blastodermica“) von der Fläche gesehen.
- Fig. 117. Dieselbe Archiblastula im optischen Meridianschnitt.
- Fig. 118. Archiblastula invaginata. Dieselbe Keimhautblase in der Einstülpung begriffen.
- Fig. 119. Archigastrula, von der Fläche gesehen.
- Fig. 120. Dieselbe Archigastrula, im optischen Meridianschnitt; dies ist die ursprüngliche, palingenetische Form der Gastrula.

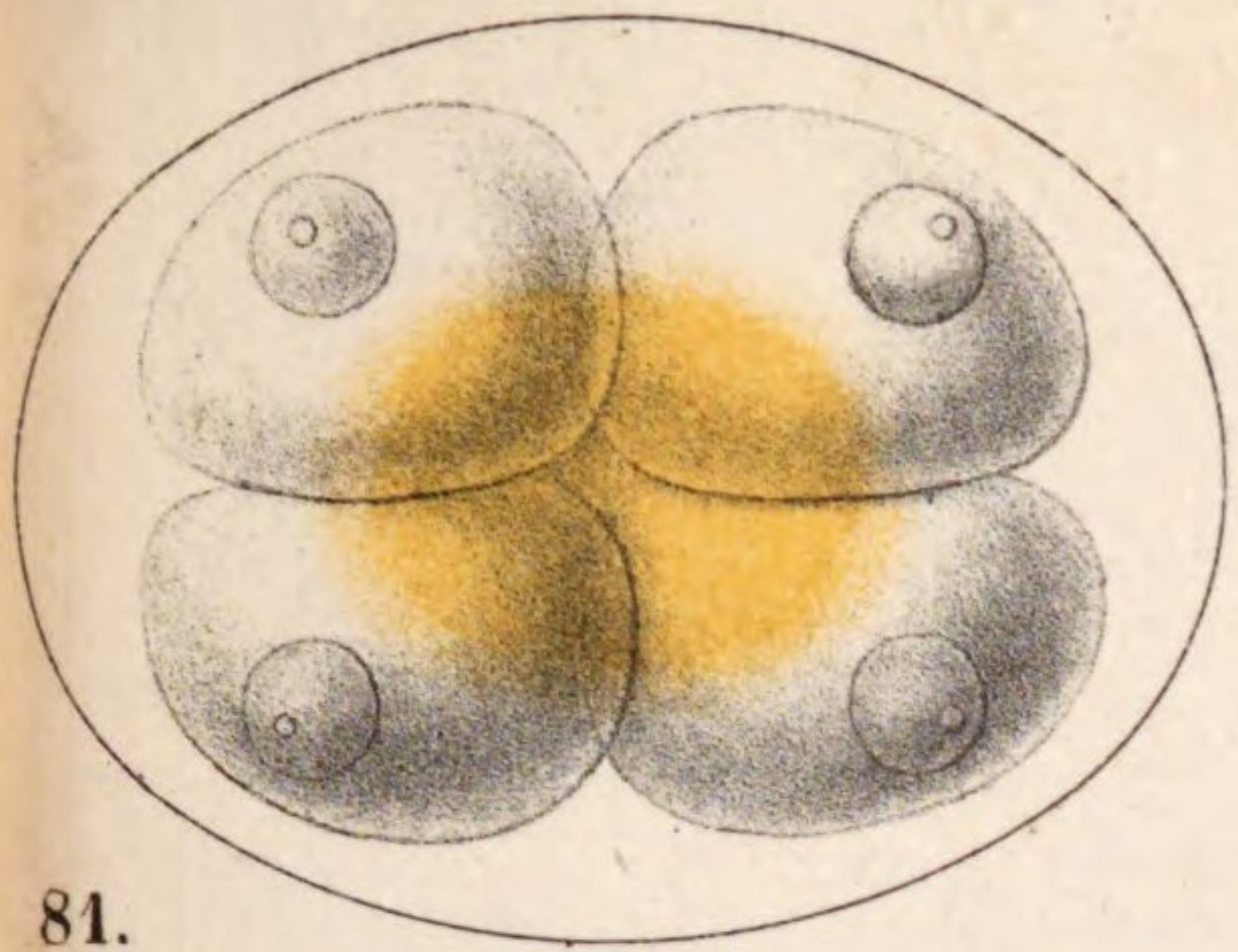
III V 38 T



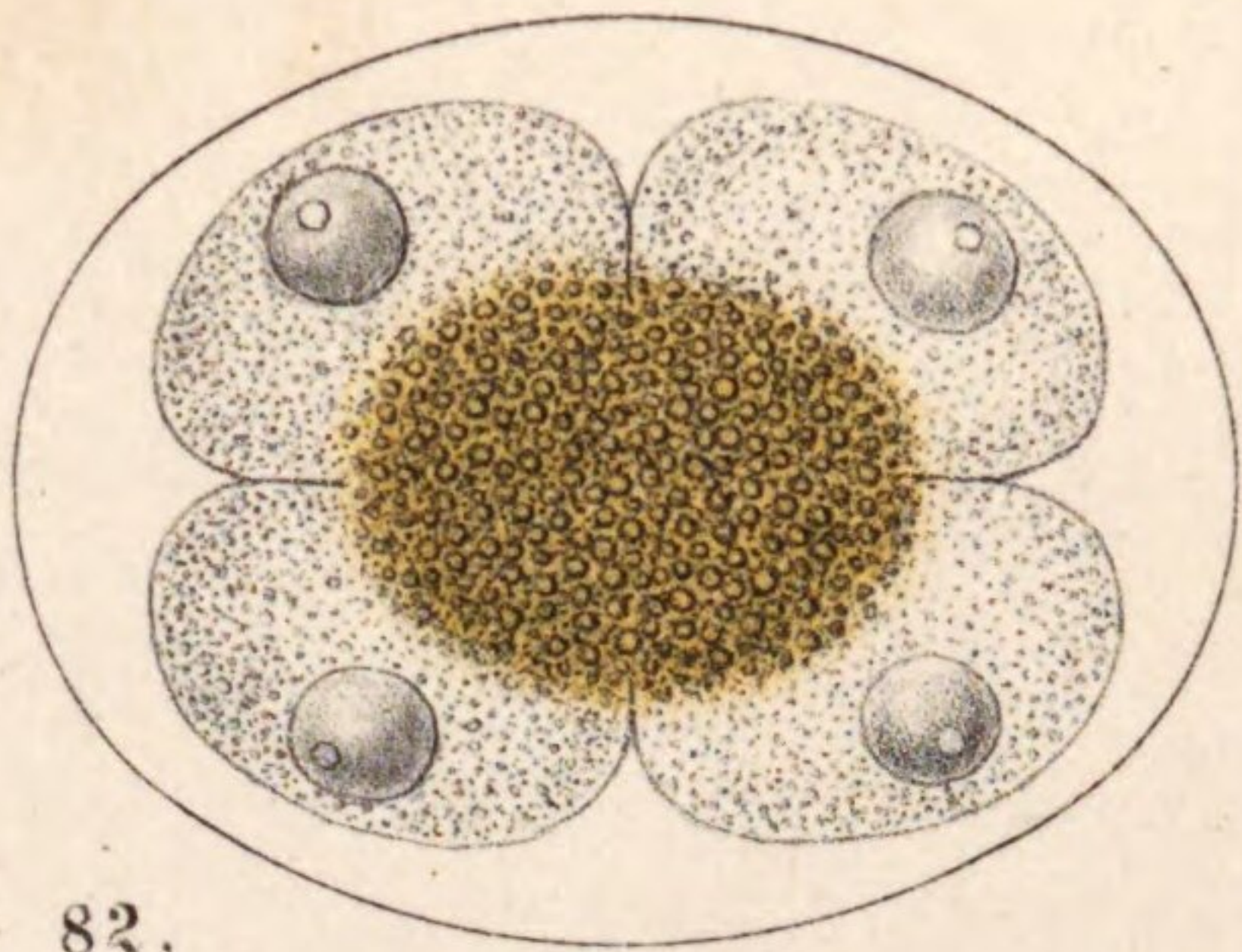




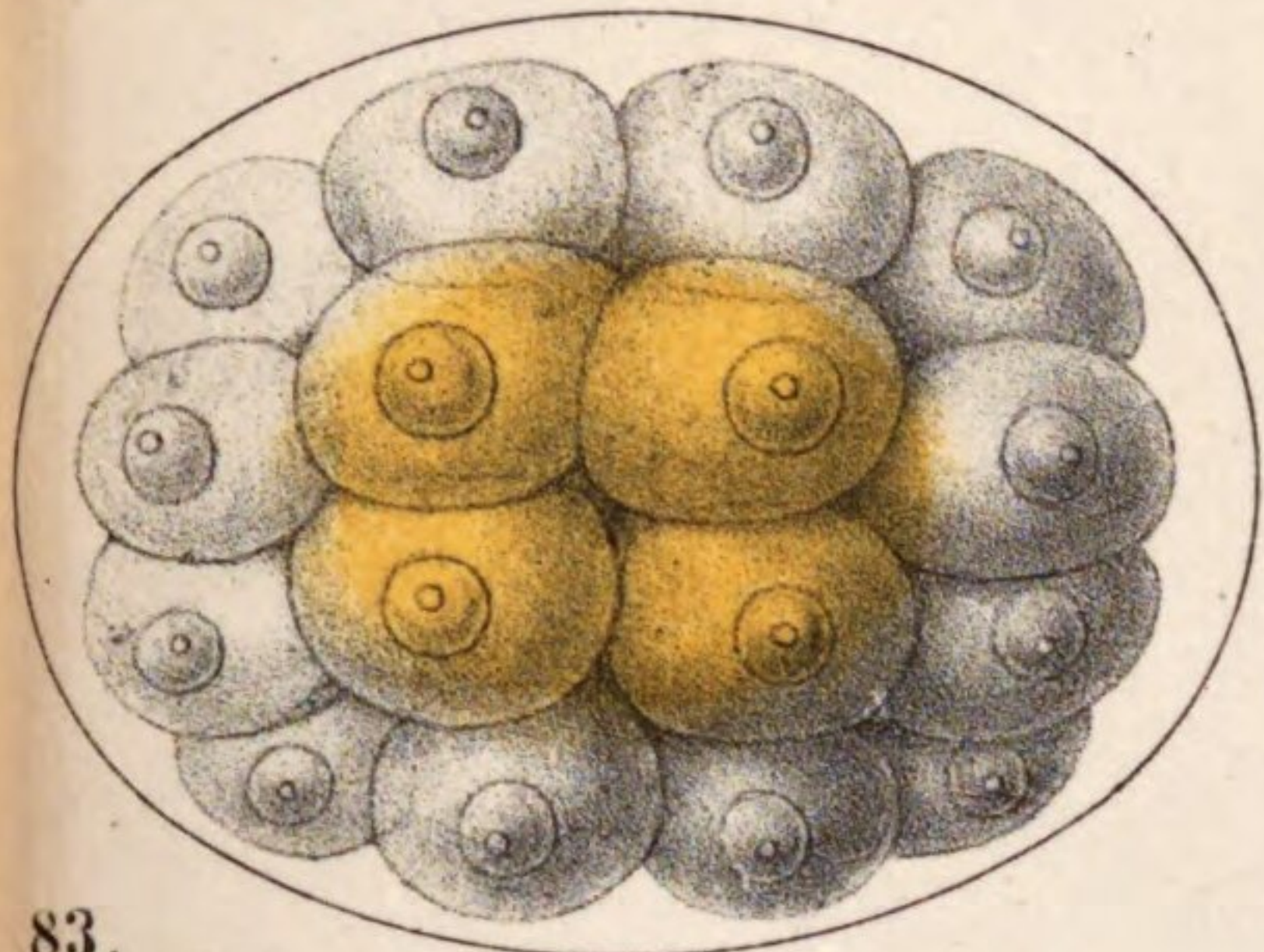




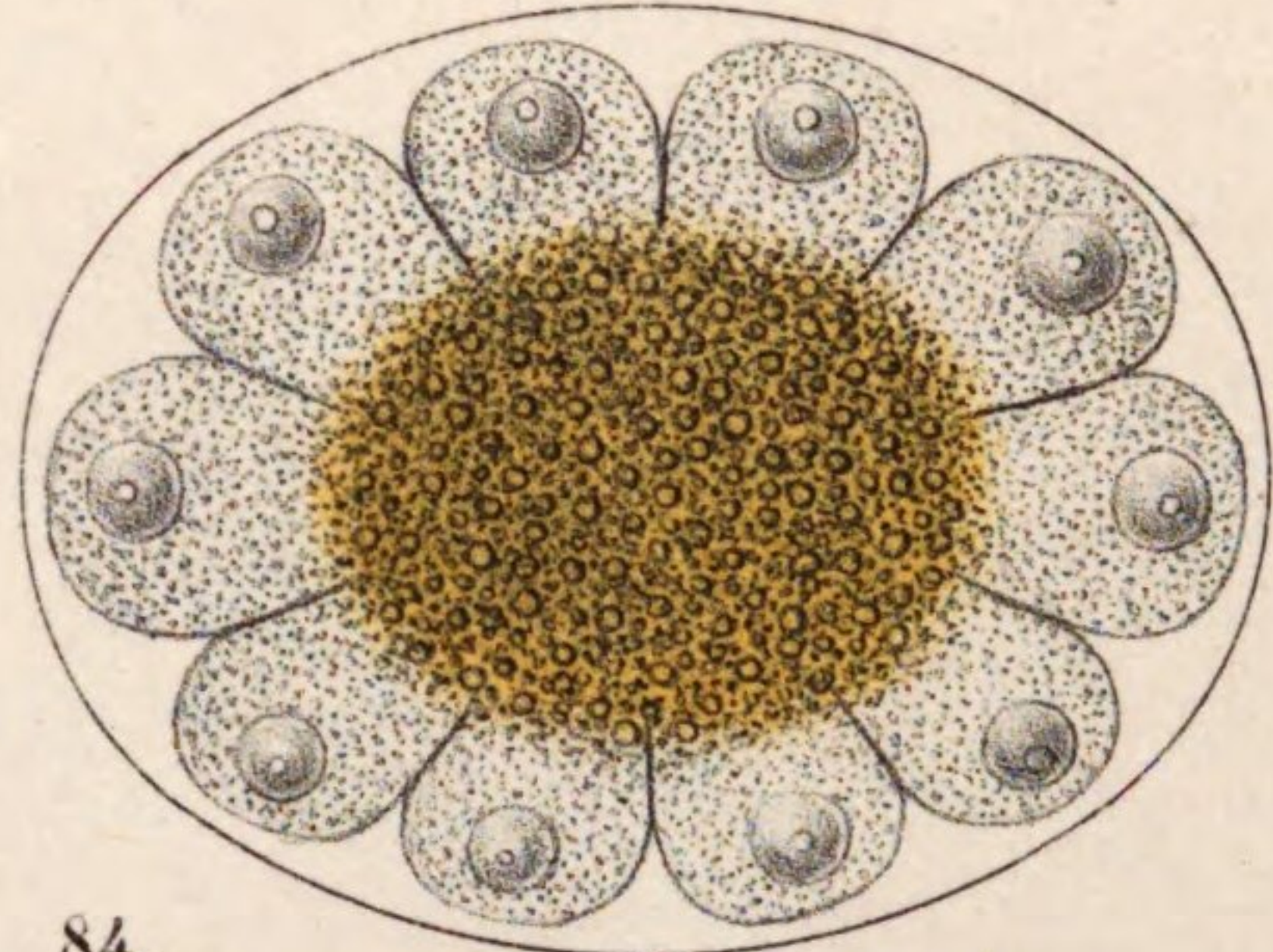
81.



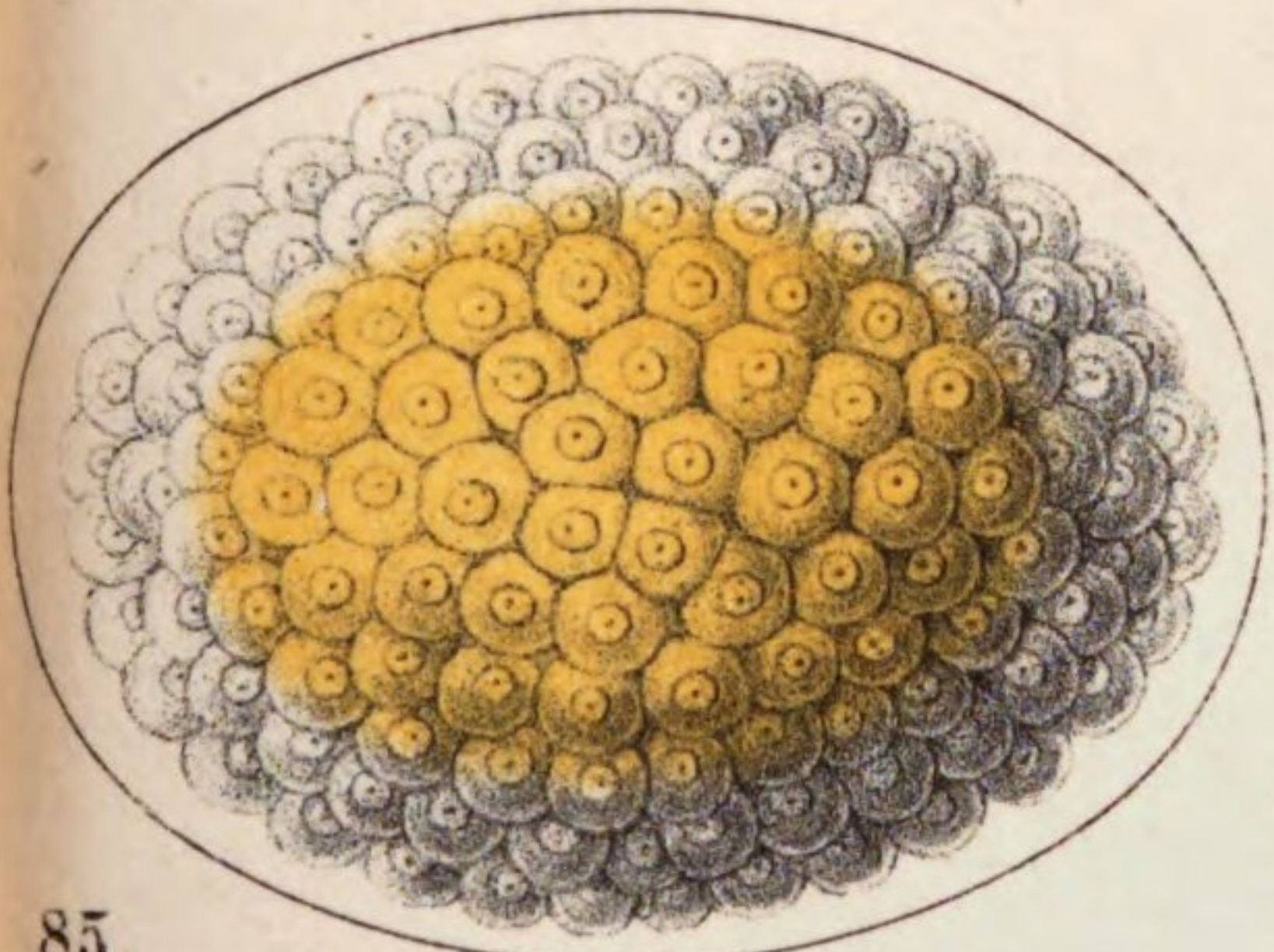
82.



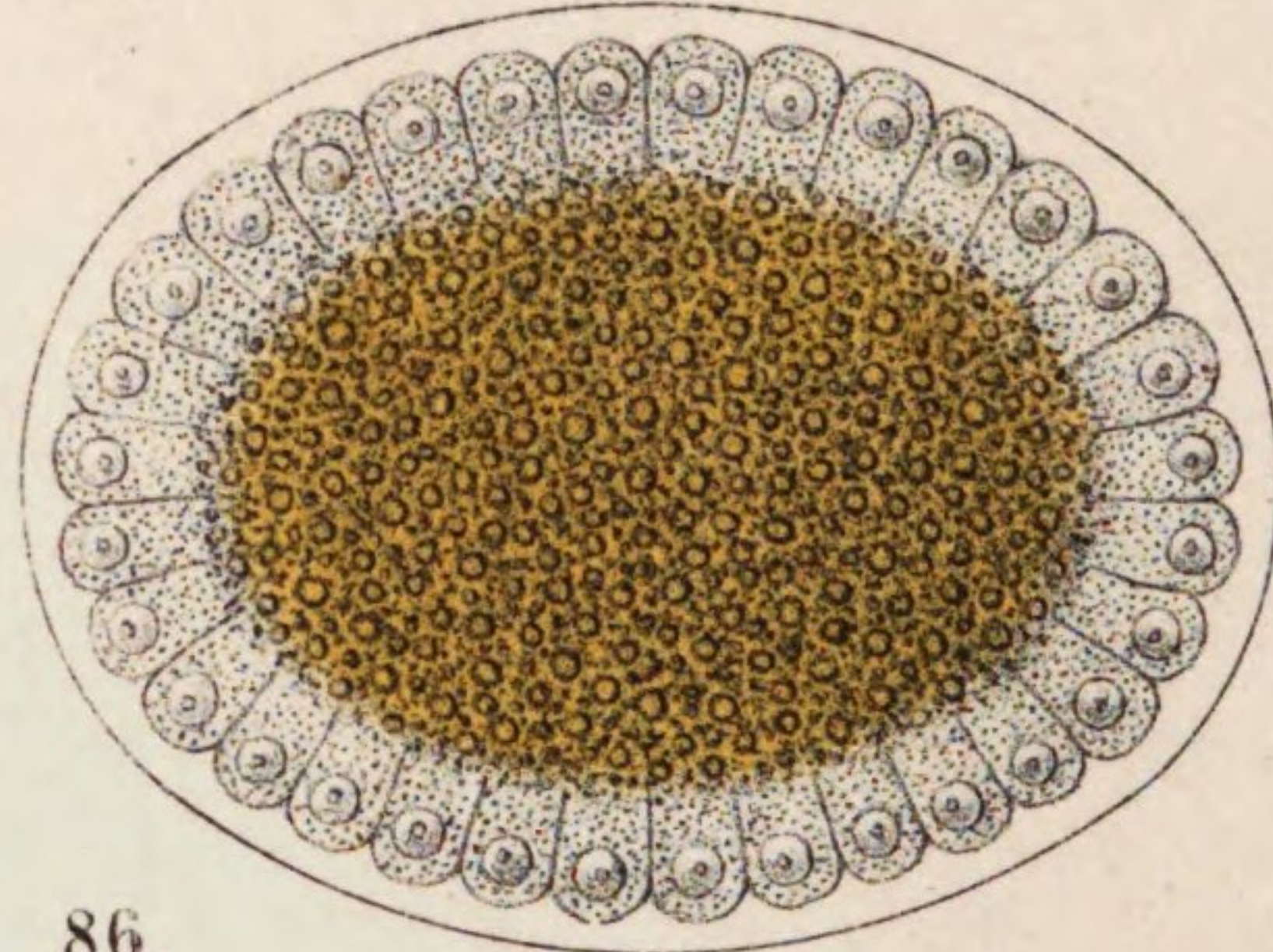
83.



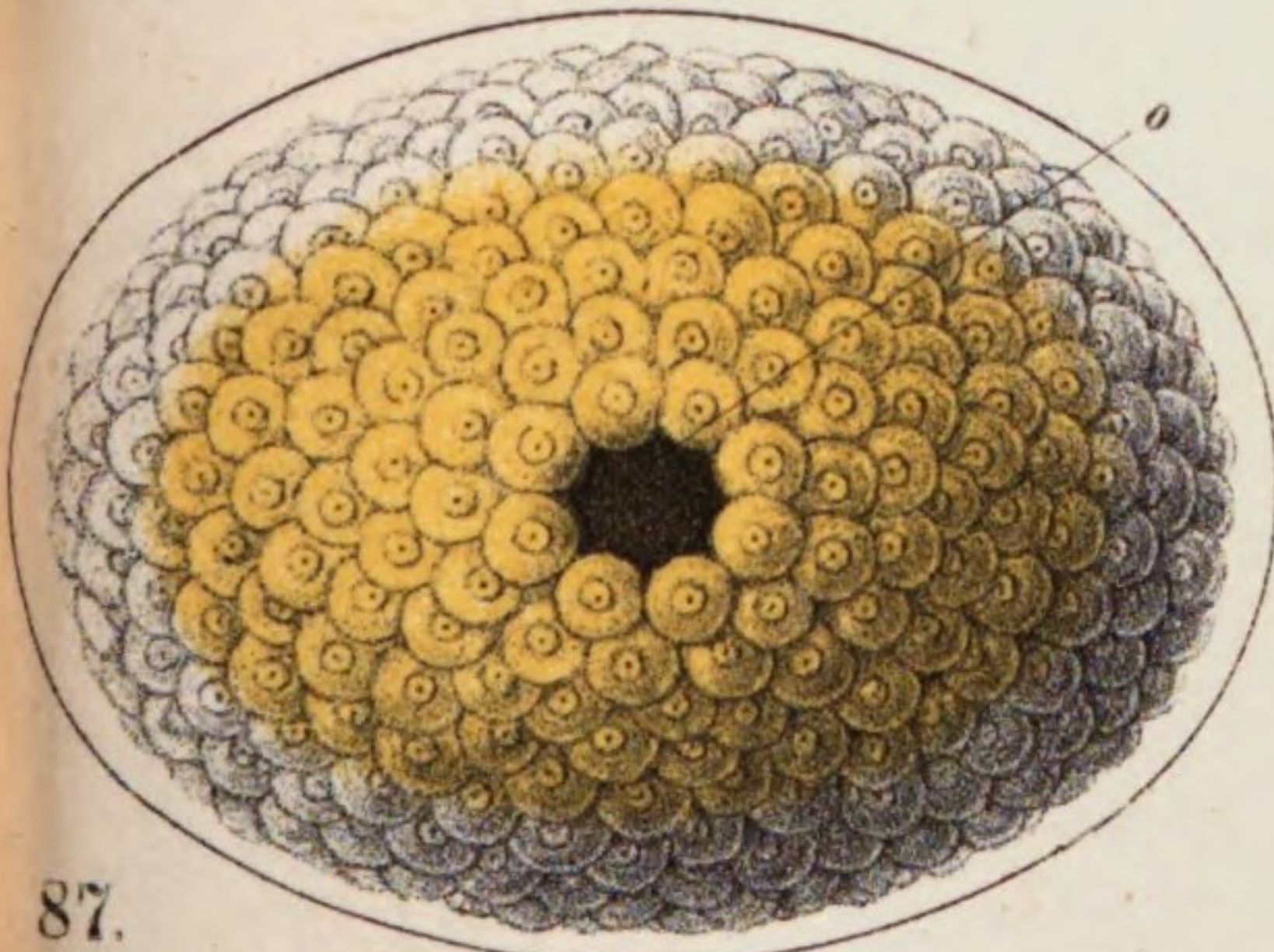
84.



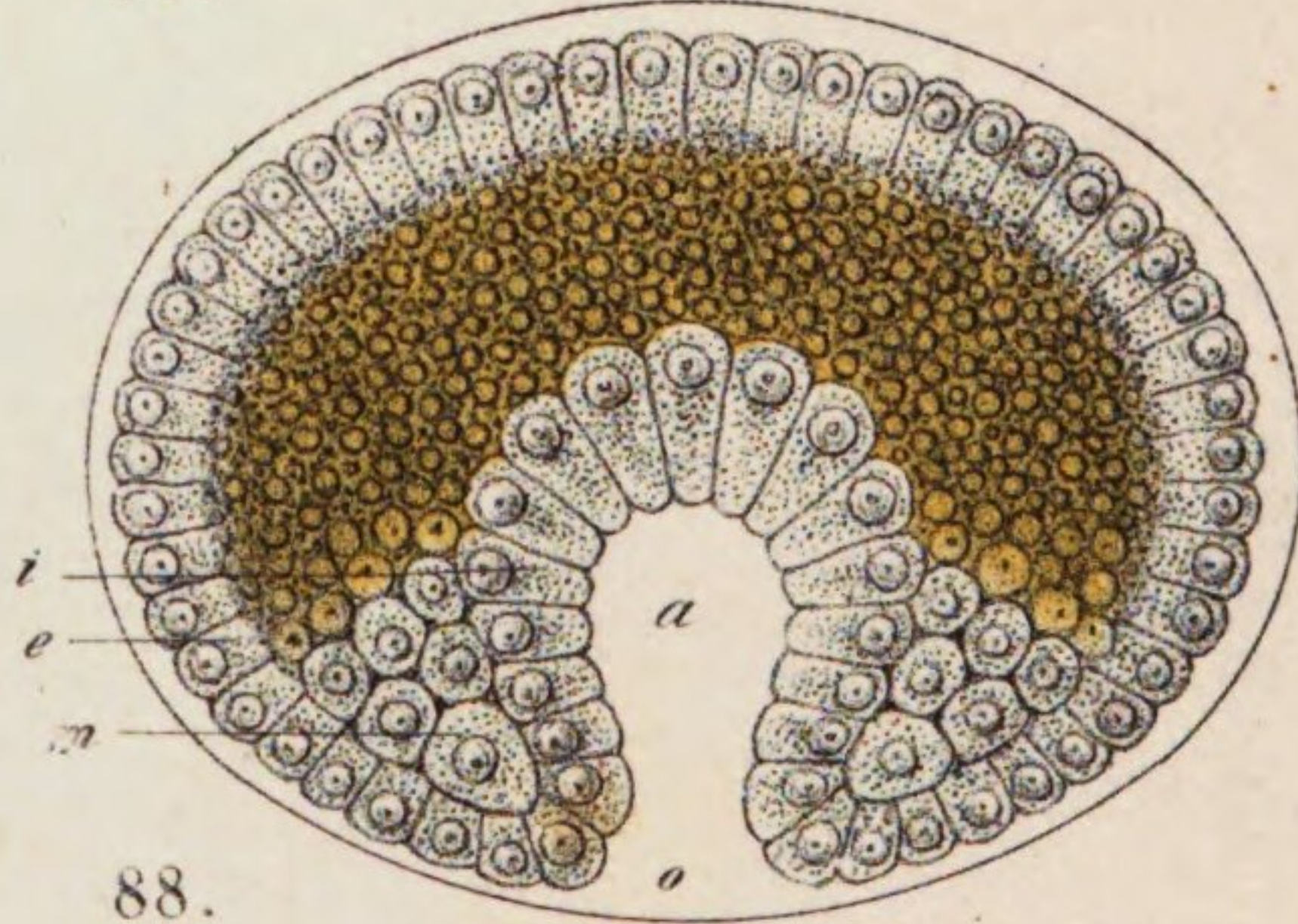
85.



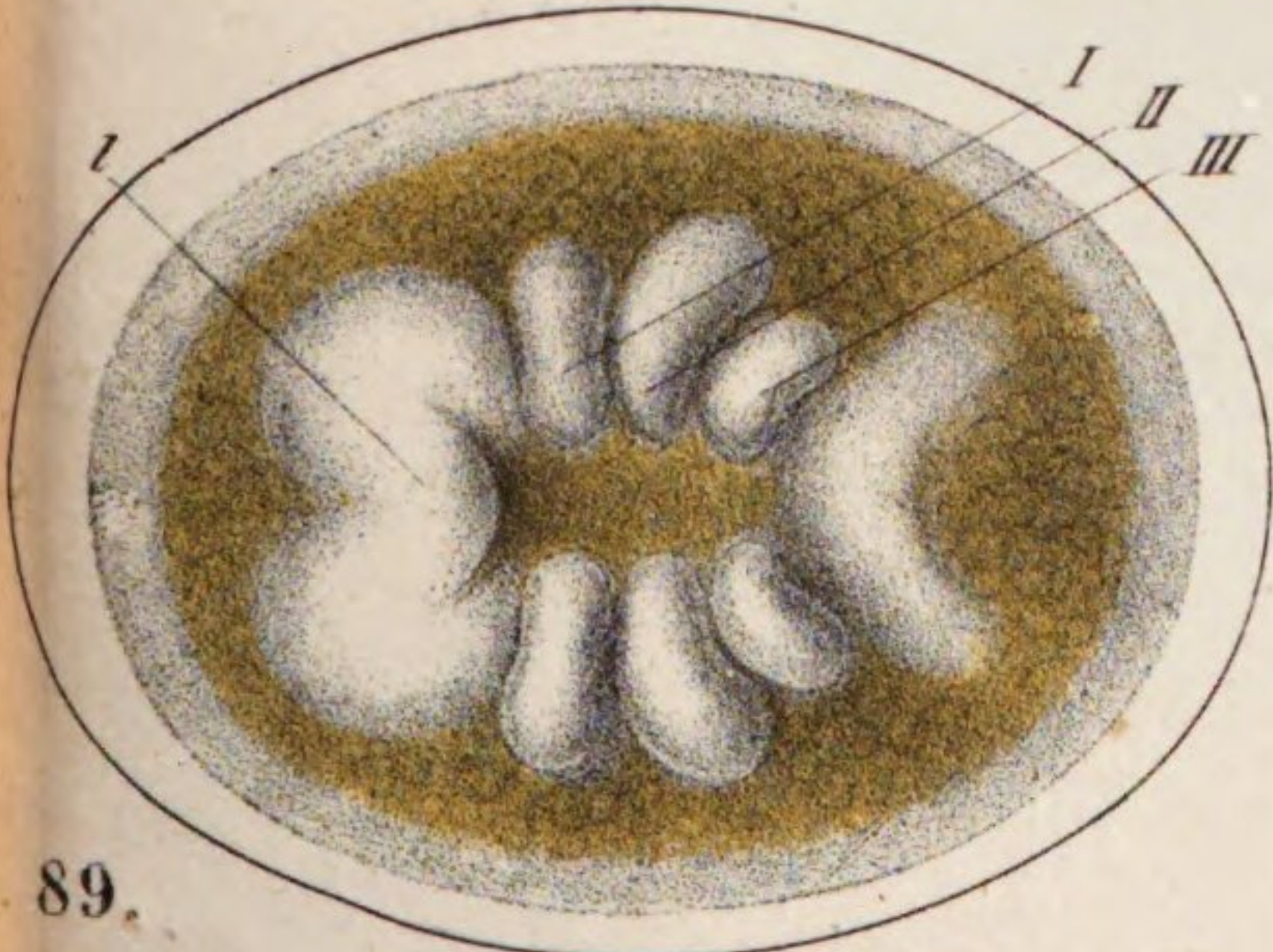
86.



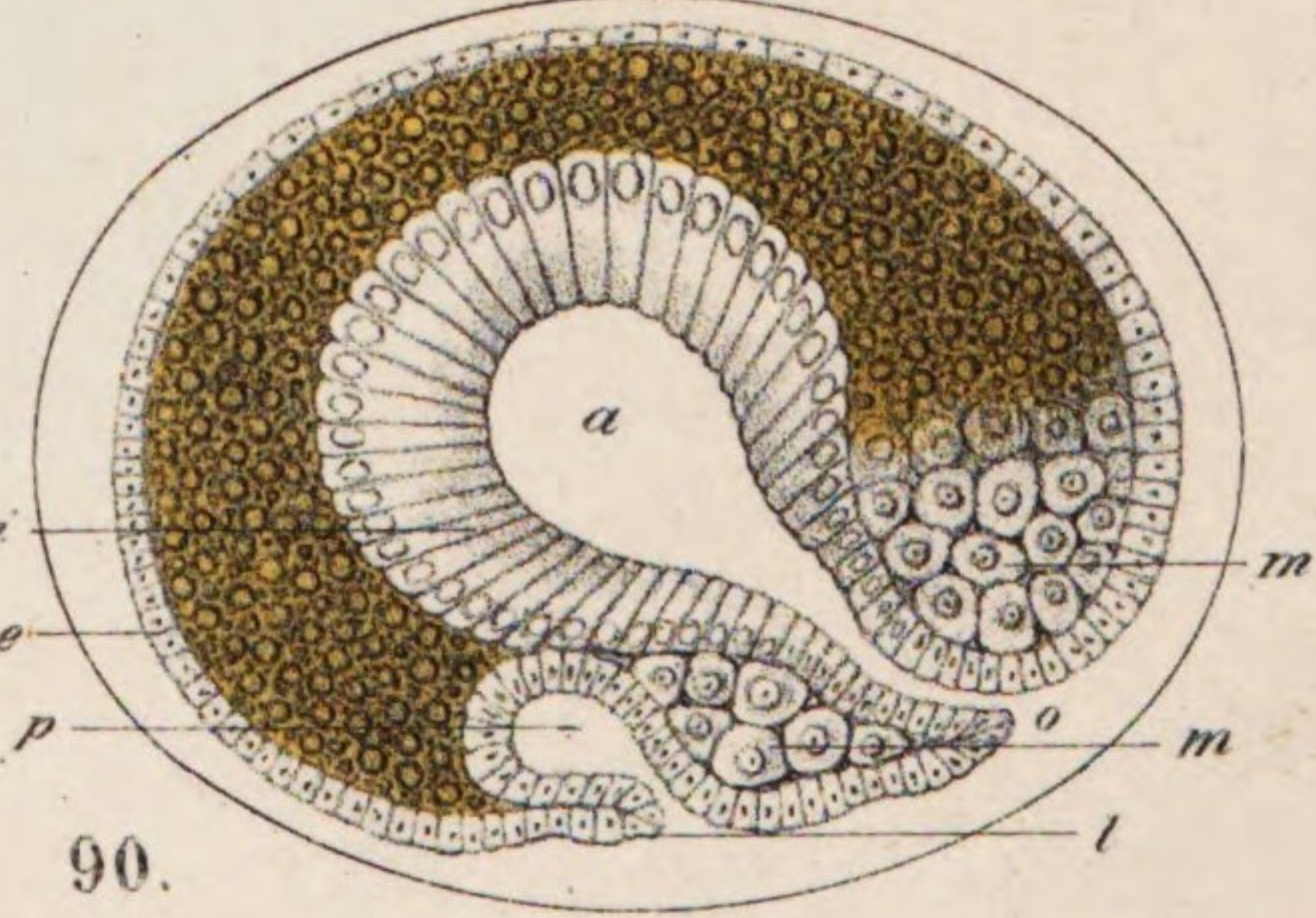
87.



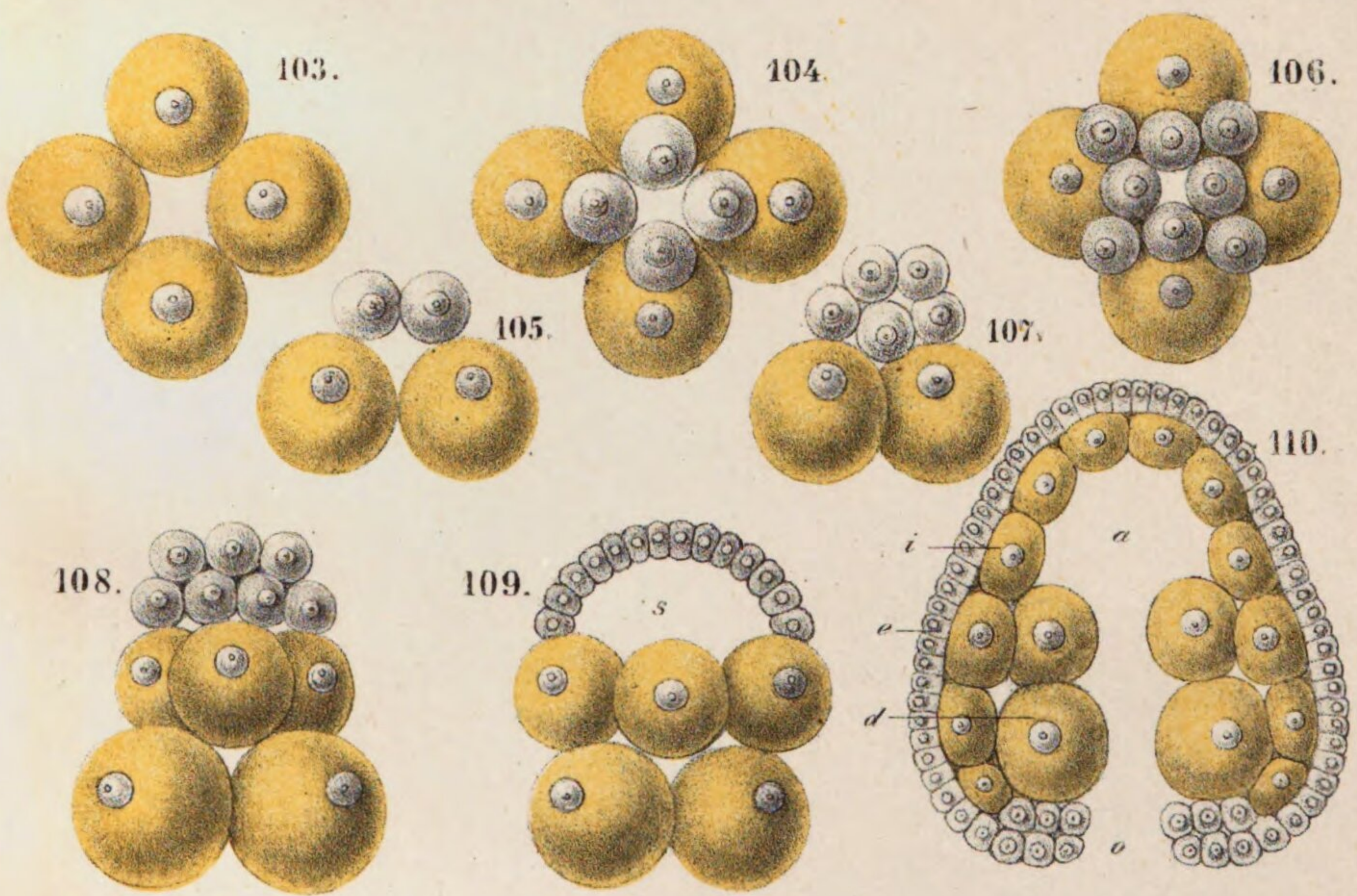
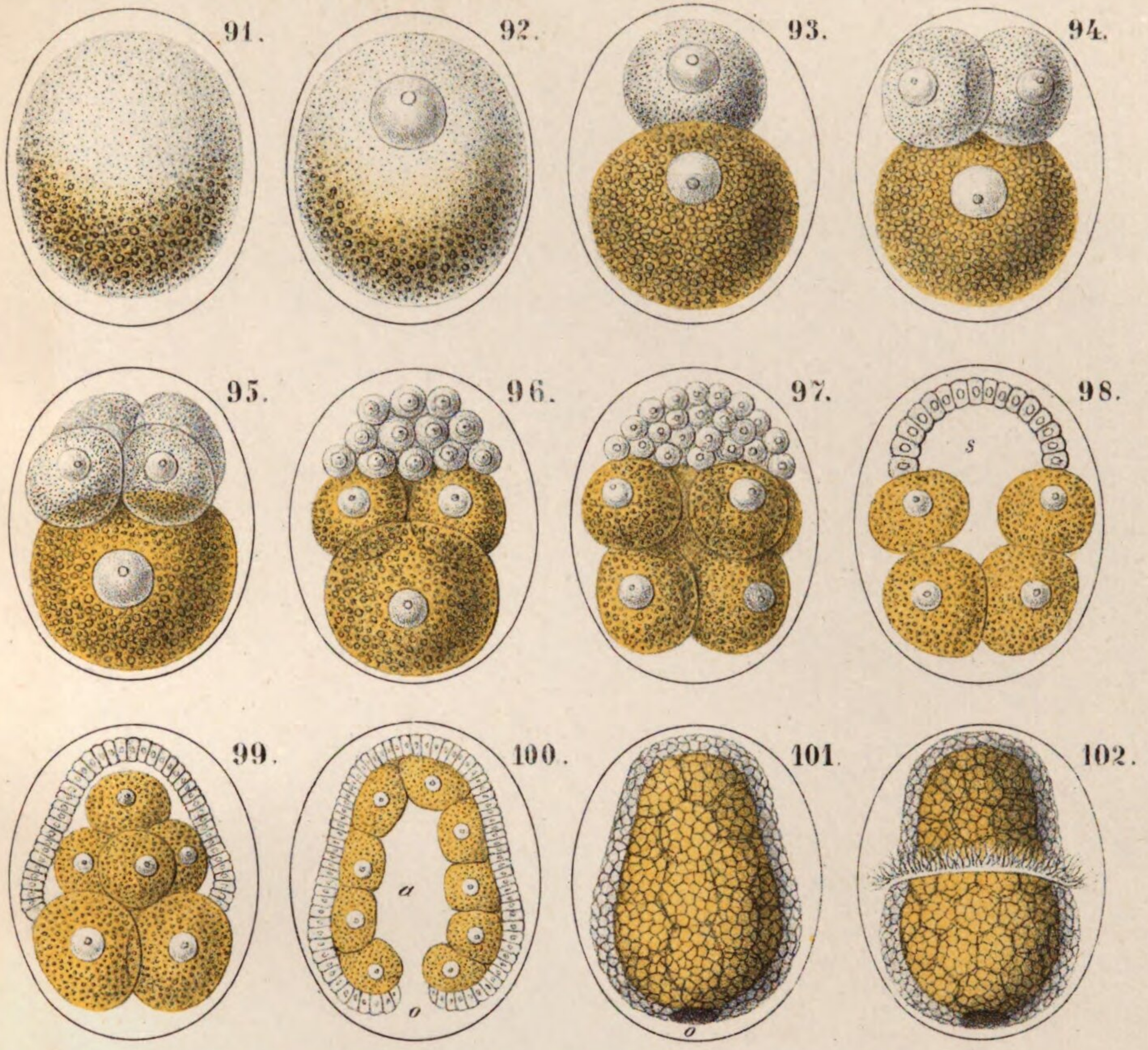
88.

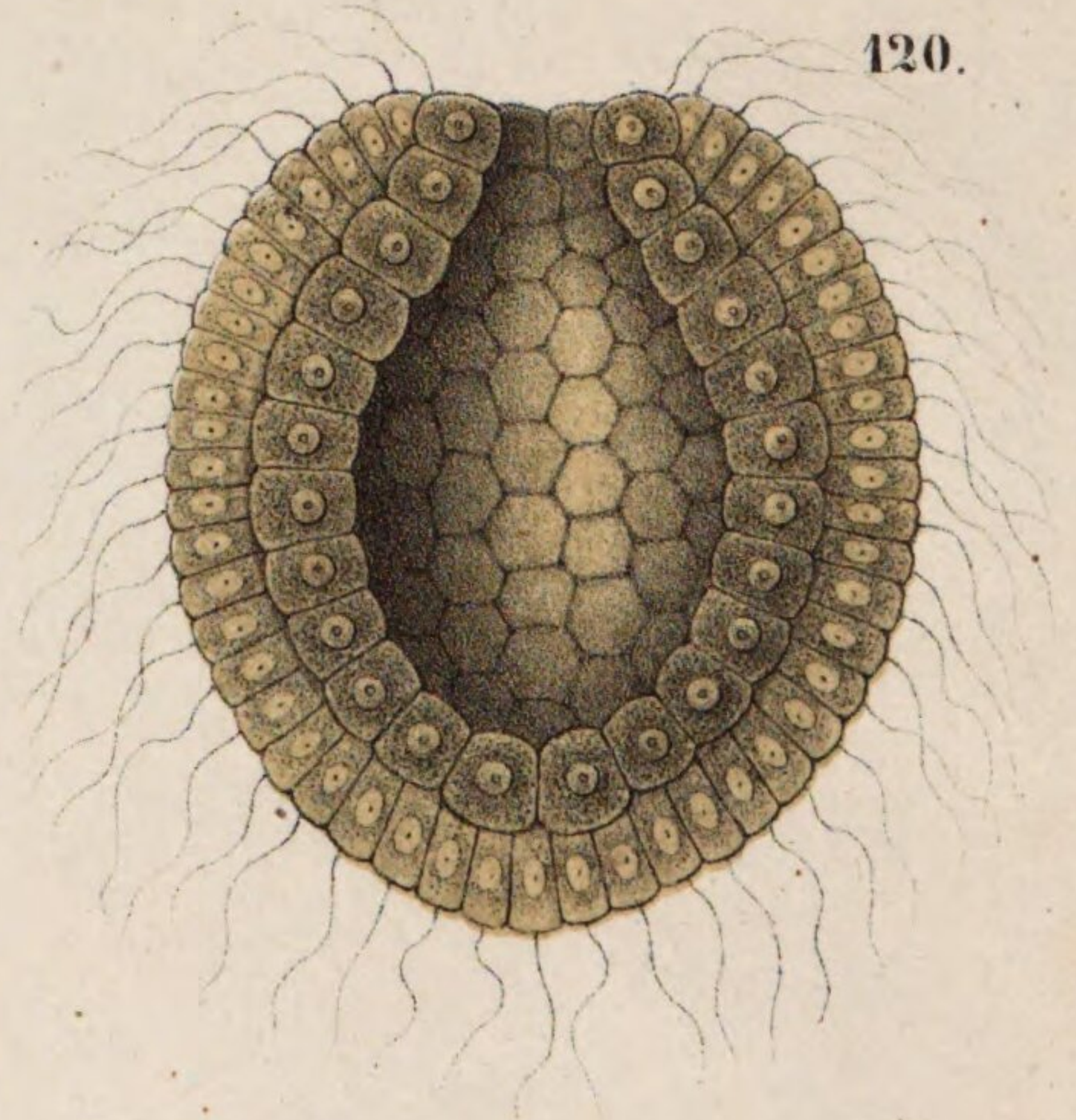
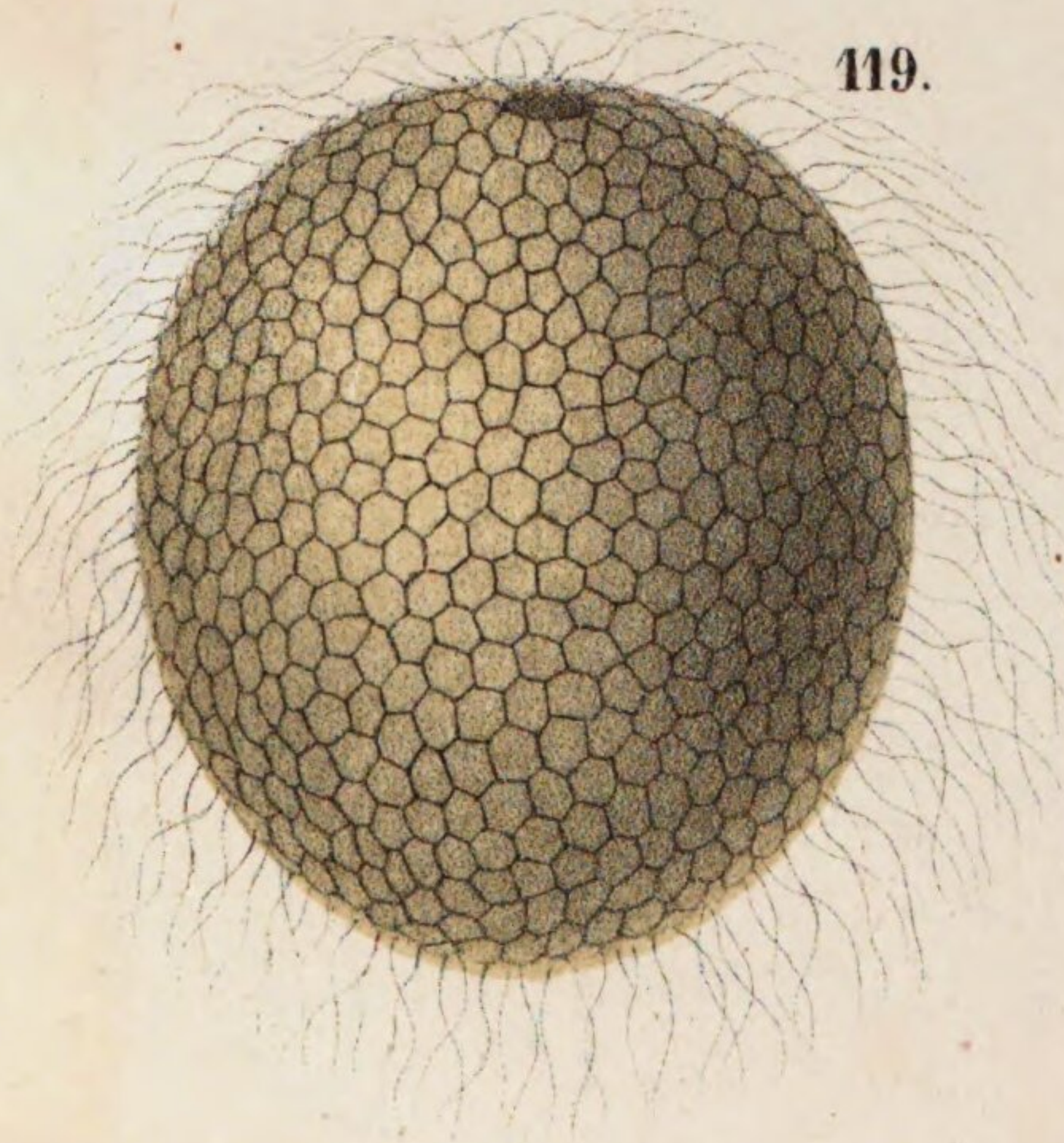
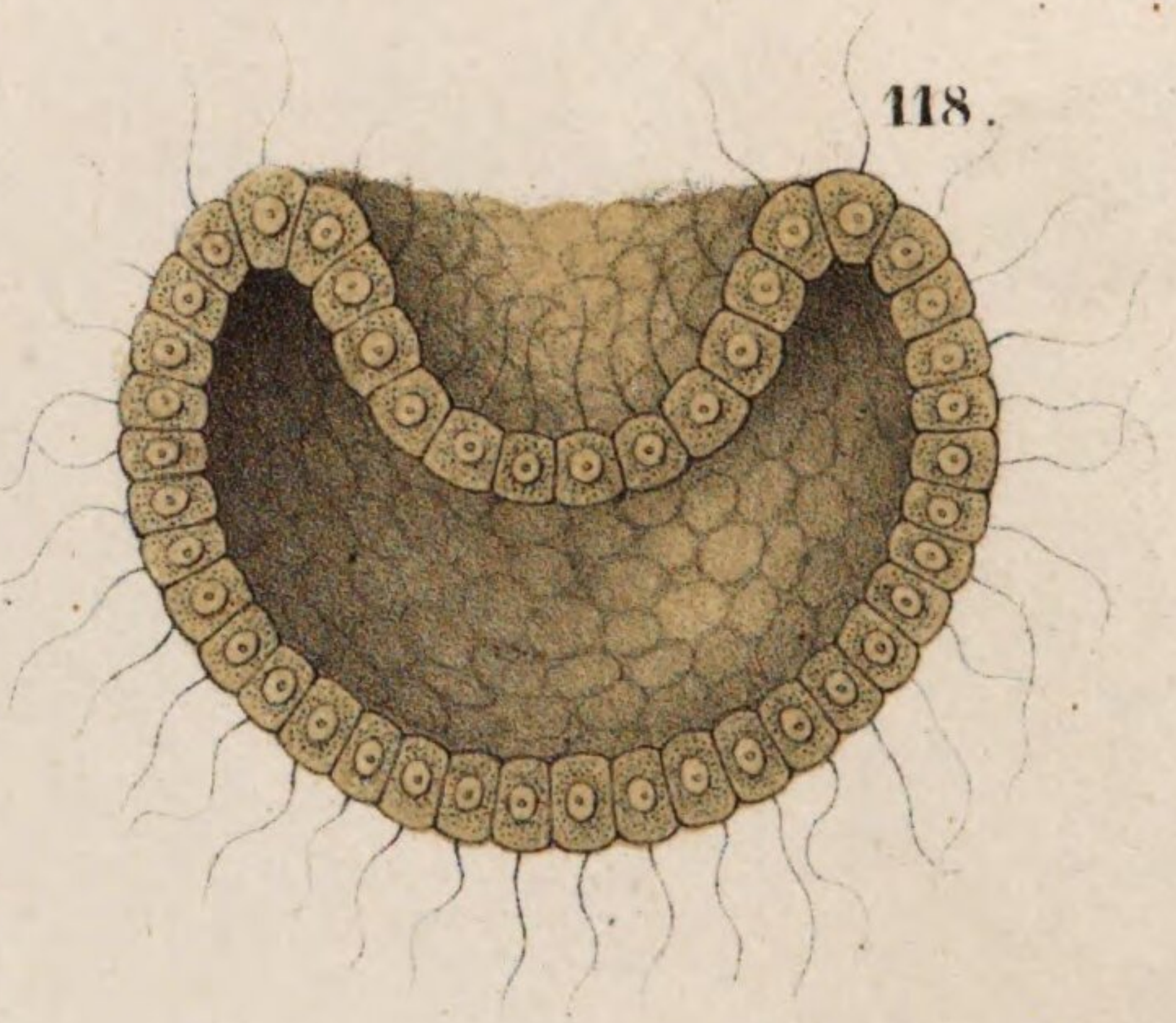
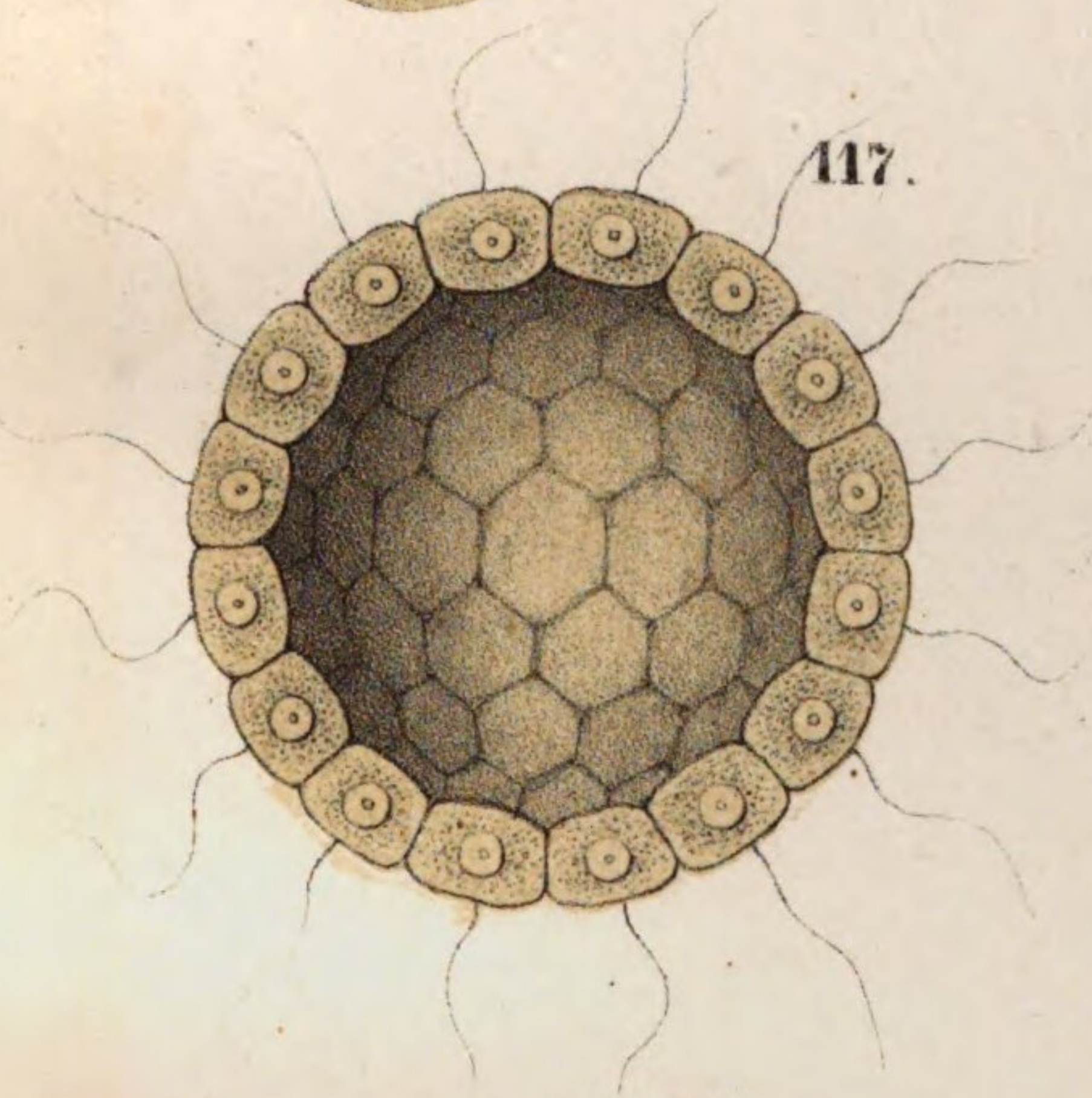
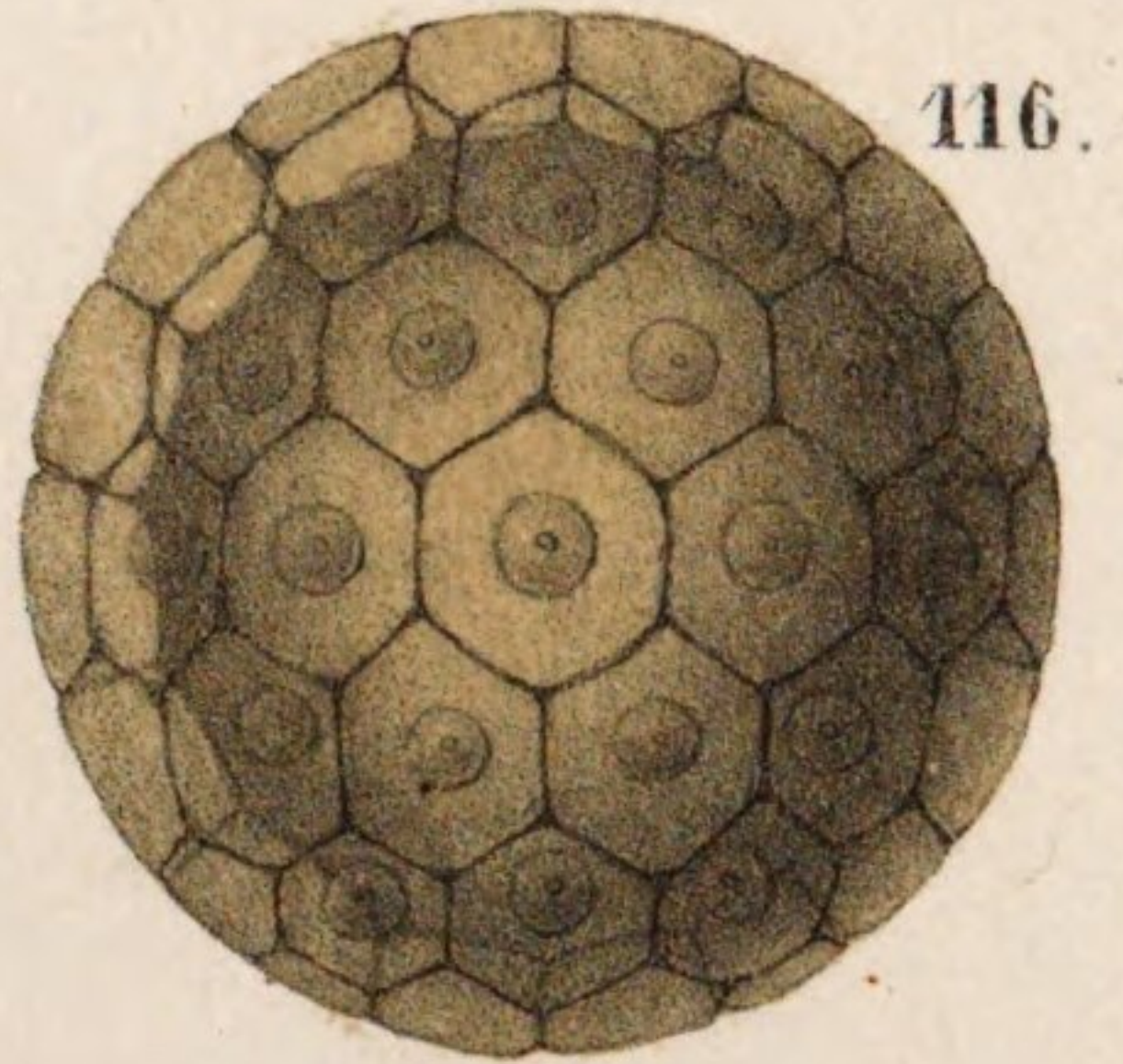
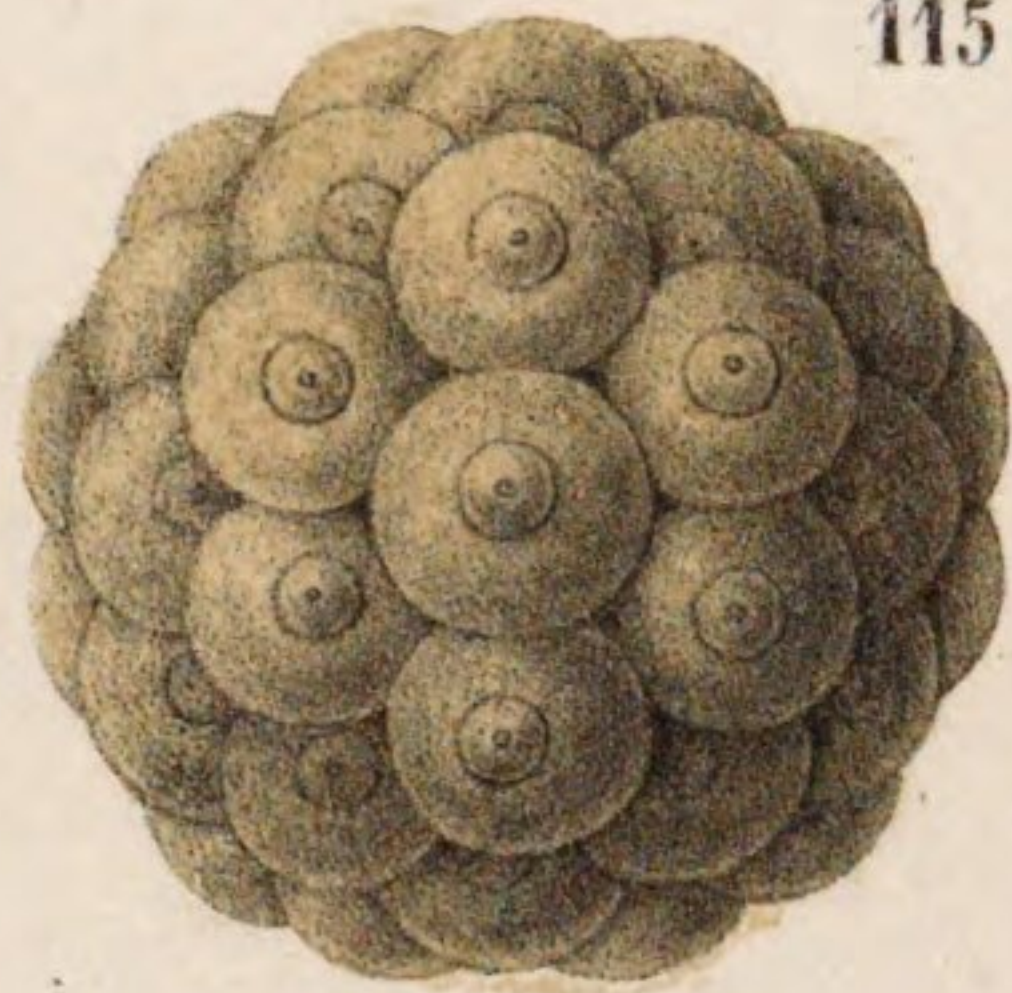
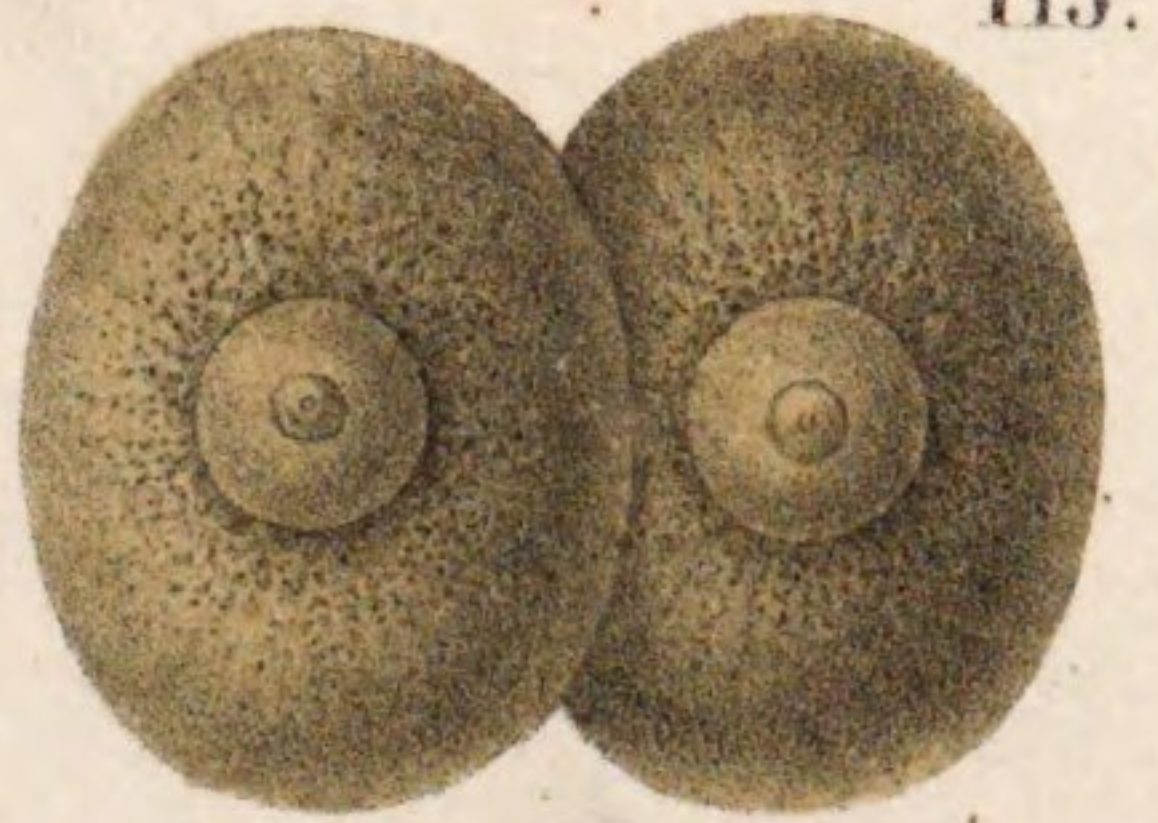
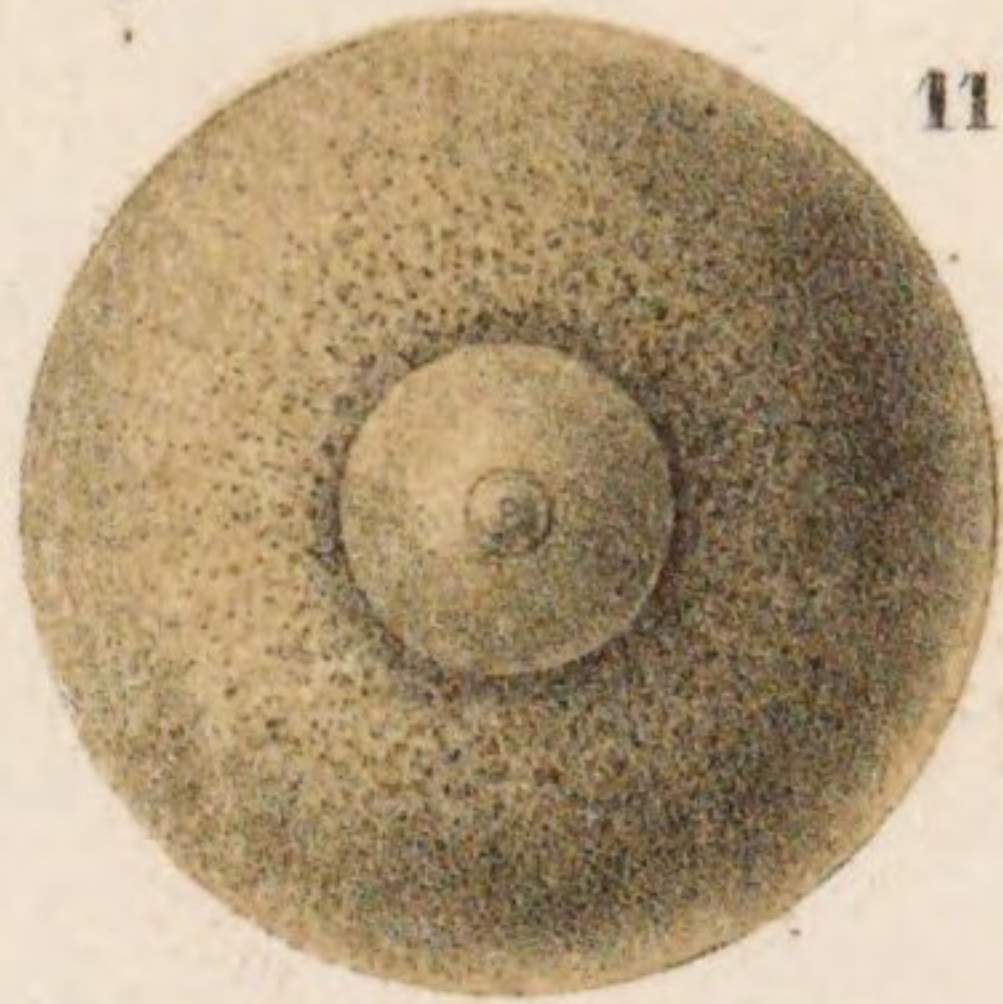
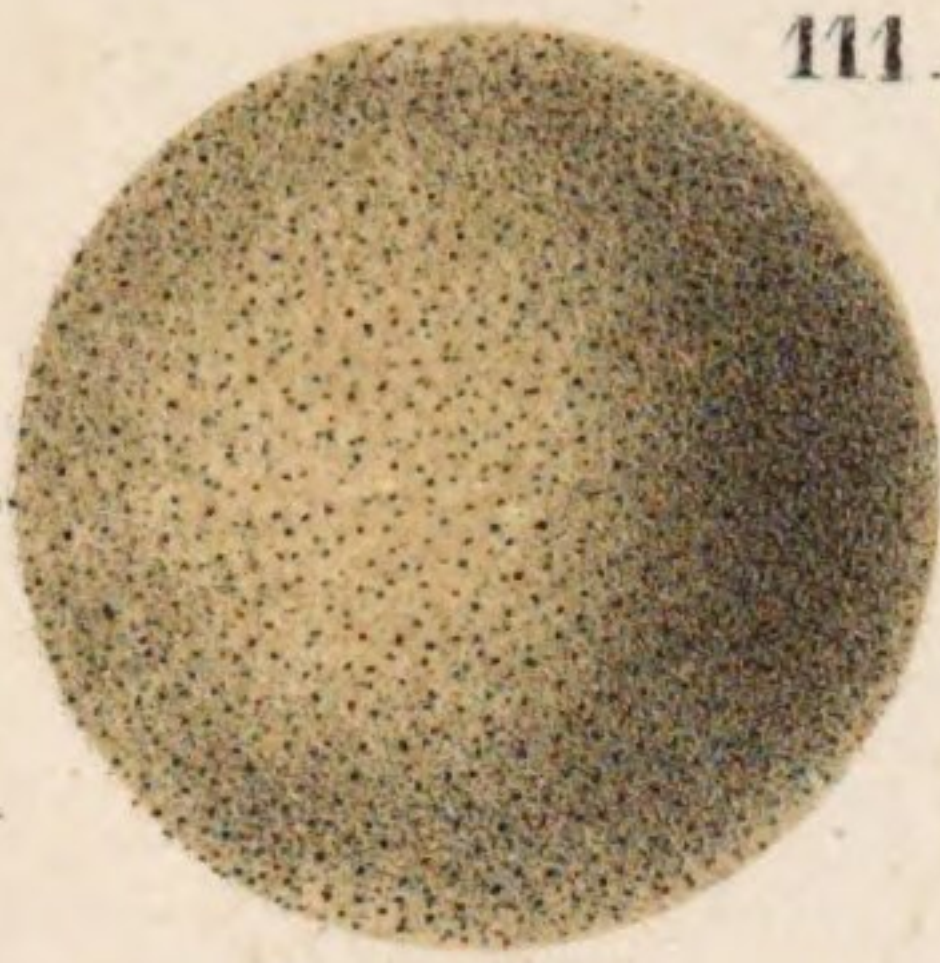


89.



90.





Haeckel, Ernst,

Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere (Separat. Abdruck aus der
Zeitschrift für Parasitenkunde.)

Jena 1875

Zool. 228 pyb

urn:nbn:de:bvb:12-bsb11323387-8